Aus den Botanischen Anstalten der Universität Breslau

# Die Sproßvegetationspunkte einiger Monokotylen

---

## Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Breslau

vorgelegt von

**Walther Rüdiger**
aus Glogau

Breslau 1940

Dissertationsdruckerei R. Nischkowsky ⟨v. Heydebrand⟩

Referent: Professor Dr. Buder
Korreferent: Professor Dr. H. Winkler

---

Examen rigorosum: 23. November 1938

---

Gedruckt mit Genehmigung der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität.

Die Arbeit ist in Band 26 Heft 3 der „Beiträge zur Biologie der Pflanzen"
(Verlag Duncker & Humblot, Berlin) 1939 erschienen.

# Die Sproßvegetationspunkte einiger Monokotylen*).

Von **Walther Rüdiger.**

(Aus den Botanischen Anstalten der Universität Breslau.)

## *Kap. 1. Einleitung.*

Die in den letzten Jahren veröffentlichten Untersuchungen über den Bau und die Wachstumsweise der Sproßvegetationspunkte haben für eine Reihe von Pflanzen darüber Aufschluß gegeben, wieviele Stockwerke von Initialen im Urmeristem der Sprosse vorhanden sind und welche dieser Initial-Stockwerke das Zellmaterial liefern, das bei den einzelnen Arten zum Aufbau der Blattanlagen und Seitenknospen dient. Namentlich haben die unter Leitung von BUDER durchgeführten Arbeiten (von A. SCHMIDT, W. A. ZIMMERMANN, P. RÖSLER, F. KLIEM, E. KORODY, K. HÄRTEL) zur Aufklärung der einschlägigen Verhältnisse beigetragen und immer aufs neue gezeigt, daß die Hansteinschen Termini, vor allem die Begriffe Periblem und Plerom in ihrer ursprünglichen Fassung zu größter Verwirrung geführt haben und führen müssen (Vgl. bes. E. KORODY 1937) und daß sich die uns interessierenden mannigfachen Varianten im Aufbau des Urmeristems nur dann klar und einwandfrei beschreiben lassen, wenn man sich solcher Bezeichnungen bedient, die begrifflich klar und eindeutig sind. Als solche haben sich „Tunika" und „Korpus" — von A. SCHMIDT auf Vorschlag von BUDER zuerst angewandt — immer wieder bewährt; und zwar deswegen, weil diese Begriffe sich darauf beschränken, Tatsachen zu beschreiben.

Freilich sind die hiermit zum Ausdruck gebrachten Tatsachen keineswegs immer so bequem festzustellen, wie manche neueren Autoren glauben. Es bedarf vielmehr meist eines sehr eingehenden Studiums zahlreicher Schnittserien, ehe man ein Urteil über die jeweils vorhandene Zahl von Tunikaschichten abgeben kann.

Unter den bisher genauer untersuchten Arten sind nur wenige Monokotylen: *Triticum* (RÖSLER 1928) und *Avena* (KLIEM 1937).

*) $D_2$

Zwar finden sich in den älteren Arbeiten namentlich französischer Anatomen, die in breit angelegten Untersuchungen zahlreiche Arten verschiedenster Familienzugehörigkeit studiert haben, auch manche Monokotylen. Doch sind aus diesen Arbeiten für die uns interessierenden Fragen meist keine zuverlässigen Antworten zu erlangen.

Ich habe es daher unternommen, einige monokotyle Arten, die sich auf vier Familien verteilen, nach den oben genannten Gesichtspunkten zu untersuchen.

## *Kap. 2. Material und Methodik.*

Für meine Untersuchungen wählte ich solche Pflanzen, deren Blätter stets — oder, wie bei *Aloe ferox,* wenigstens in den allein untersuchten Jugendstadien — nach der Divergenz $^1/_2$ angeordnet sind, um die Gewinnung medianer Schnitte durch die Blattanlagen zu erleichtern. Bei einer Umschau nach geeignetem Material im Botanischen Garten zu Breslau erschienen mir als besonders günstig die nachfolgend aufgezählten Monokotylen, auf die sich dann meine Untersuchungen erstreckten:

Enantioblastae: *Tradescantia albiflora Kth. (Syn.: Tr. fluminensis Vell., Tr. viridis hort.)* u. *Tradescantia virginica L.*
Liliiflorae: *Iris germanica L., Allium porrum L., Aloe ferox Mill.*
Gynandrae: *Vanilla planifolia Andr.*

Die Knospen wurden während der Frühjahrs- und ersten Sommermonate geerntet. Bei *Tr. albiflora* fixierte ich ganz junge Triebe, die eine deutlich zweizeilige Blattstellung aufweisen. Bei den schon längeren, herabhängenden Sprossen ist diese durch spätere Drehungen der Blätter meist etwas verwischt. Die Sprosse von *Tr. virginica,* die sehr rasch und frühzeitig Blüten anlegen (ich fand solche schon im Februar), mußten zur Erlangung jüngerer Triebe erst zurückgeschnitten werden, worauf dann die ruhenden Knospen der Grundachse reichlich austreiben. Von *Iris germanica* wurden die dem Rhizom aufsitzenden jungen Knospen und Triebe fixiert. Von *Allium porrum* nahm ich einjährige Pflanzen, die noch keine Blüten angelegt hatten. *Aloe ferox* weist nur in jungen Stadien zweizeilige Blattstellung auf, es wurden deshalb etwa 2 cm hohe, 6 Wochen alte Keimpflänzchen benutzt. Von *Vanilla* wurden Endtriebe fixiert.

Die Knospen wurden bis auf die jüngsten, den Kegel einhüllenden Blätter freipräpariert. Hierauf wurde zur späteren Ausrichtung auf dem Mikrotom die Ebene der Blattbildung kenntlich gemacht. Dies geschah bei den beiden *Tradescantien* und *Vanilla* durch Einstechen von Nadeln aus dunklem Glas durch die medianen Gefäßbündel älterer Blätter etwa 0,5 cm unter dem Vegetationspunkt, wie dies schon von RÖSLER und KLIEM beschrieben worden ist. Bei *Aloe* erwies sich dies als überflüssig., da man unter dem Stereomikroskop die Stellung der jüngeren, den Kegel einschließenden Blätter noch gut im Paraffin erkennen und so den Block für das Mikrotomschneiden entsprechend herrichten kann. Auch bei *Iris* und *Allium* war eine besondere Markierung nicht erforderlich. Hier bewährte sich am besten folgende

Methode: Man schneidet die ganze Knospe mit dem darunter befindlichen Rhizomstück (bzw. Zwiebelkuchen) mit einer Rasierklinge derartig quaderförmig zurecht, daß die Breitseite des Quaders parallel zur Medianebene der Blätter verläuft. Die Ausrichtung auf dem Mikrotom macht dann keine Schwierigkeiten. Allerdings muß man bei *Iris* vermeiden, zu viel Achsenmaterial an der Knospe zu lassen, weil die darin angereicherte Stärke sich beim Schneiden störend bemerkbar macht. Das stärkehaltige Gewebe wird nämlich beim Fixieren und Einbetten sehr hart und macht dann die Schnittbänder unangenehm spröde.

Zum Fixieren verwandte ich das Juel'sche Gemisch (100 Teile 70% Alkohol, 2 Teile Zinkchlorid, 2 Teile Eisessig). Die Objekte wurden dann in der üblichen Weise (vgl. F. KLIEM, E. KORODY) weiter behandelt und schließlich in Paraffin vom Schmelzpunkt 52° C eingebettet, mit dem ich durchweg, auch in den Sommermonaten, gute Erfahrungen machte. Die Schnitte wurden mit einem Kurbelmikrotom nach Minot hergestellt, die Schnittdicke betrug bei den Längsschnitten meist 7 $\mu$, bei Querschnitten 5 oder 10 $\mu$.

Die Färbung der Schnitte erfolgte nach dem von KOCH angegebenen Tannin-Eisenchlorid-Verfahren, das sich schon in vielen Fällen bewährt hat (ZIMMERMANN, KLIEM, KORODY, HÄRTEL, LANGE, FOSTER).

Die Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparat nach Edinger hergestellt. Vor die Kondensorlinse wurde zur Schonung der Präparate eine Kühlküvette geschaltet. Zur vorläufigen Orientierung und zum Aufsuchen der Medianschnitte zeichnete ich die Serien bei schwacher Vergrößerung. Die Bestimmung des Medianschnittes erfolgte durch Abzählen sämtlicher Schnitte einer Serie, die den Scheitel überhaupt getroffen hatten. Die Mitte dieser Schnittzahl ergab die ungefähre Lage des Medianschnittes, der nun durch genaue Vergleichung der Scheitelhöhen unter dem Zeichenapparat und durch mikroskopische Kontrolle des Zellnetzes festgelegt wurde. Um die räumlichen Verhältnisse am Vegetationskegel besser verstehen zu können, stellte ich mir zu Beginn meiner Untersuchungen ein Wachsmodell von *Tradescantia albiflora* in 200facher Vergrößerung her. Hierzu wurden von einer lückenlosen Querschnittserie etwa 40 Bilder gezeichnet und auf Wachsplatten von 1 mm Stärke übertragen, aus denen sie dann ausgeschnitten wurden (die Schnittdicke betrug 5 $\mu$). Übereinander gelegt, stellten sie eine plastische Wiedergabe des Sproßscheitels und der jüngsten Blätter dar. Für die Entwicklung der einzelnen Seitenorgane wurden Zeichnungen mit stärkeren Vergrößerungen (600-, 1000-, 1200fach, je nach der Größe der Zellen und Organe) angefertigt.

Im Ganzen wurden 312 Längs- und 15 Querschnittserien hergestellt. Außerdem standen mir noch von den beiden *Tradescantien,* von *Aloe* und *Vanilla* einige schon früher im Breslauer Institut angefertigte Präparate zur Verfügung. Für ihre Überlassung bin ich Frau Vera Tuckermann geb. Schäfer zu Dank verpflichtet.

## *Kap. 3. Tradescantia albiflora.*

Das Übersichtsbild Abb. 1 zeigt einen medianen Längsschnitt durch die Sproßspitze von *Tradescantia albiflora.* Der Umriß des Vegetationsscheitels ist etwa halbkreisförmig, er ändert im Ver-

laufe eines Plastochrons zwar seine Größe, aber nur wenig seine Form. Auf der rechten Seite hat sich das jüngste Blatt gebildet und ist bereits über den Scheitel emporgewachsen. Die Blätter besitzen bekanntlich eine geschlossene, den Sproß umgreifende Scheide. Die Anlage der zum jüngsten Blatt $b_1$ gehörigen Scheide ist links unten an der Scheitelflanke zu sehen ($s_1$).

Zum Verständnis dieser Längsschnittbilder muß man sich klar machen, daß die Ansatzstelle des Blattprimordiums — im Querschnitt gesehen (vgl. Abb. 2) — sich nach beiden Seiten hin sehr

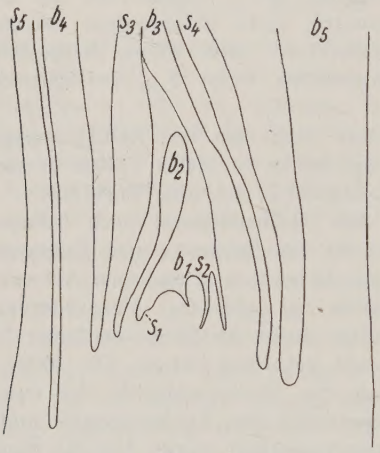


Abb. 1.

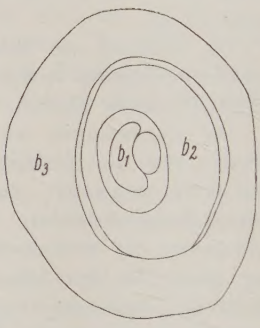


Abb. 2.

*Tradescantia albiflora*, Abb. 1 Längsschnitt (Vergr. 40×), Abb. 2 Querschnitt (Vergr. 30×), durch die Sproßspitze; $b_1$ bis $b_5$ Blattanlagen, $s_1$ bis $s_5$ Blattscheiden.

bald verbreitert und um die Achse herumgreift, bis es diese als ein völlig geschlossener Ringwulst umgibt. In der Ebene der Blattmediane erreicht dieser Ringwulst auf der einen Seite seine größte Höhe (natürlich dort, wo später die Mittelrippe entwickelt wird), auf der gegenüberliegenden seine geringste (Stelle der „kongenitalen Verwachsung"). Im medianen Längsschnitt werden nun gerade diese beiden Stellen getroffen. Für die Beschreibung solcher Längsschnittbilder sei es der Einfachheit wegen erlaubt, die Stelle der kongenitalen Verwachsung kurz als Scheide (s, $s_1$, $s_2$, usw.) die gegenüberliegende kurz als Blatt oder Blattprimordium (b, $b_1$, $b_2$ usw.) zu bezeichnen. Im Längsschnitt wird nun bei *Tradescantia albiflora* die Anlage von $s_1$ schon bald nach der Vorwölbung des zugehörigen $b_1$ sichtbar, ein Zeichen dafür, daß sich die Scheide

schon früh „schließt". Das geschieht hier immer schon v o r der Anlage des nächsten Blattprimordiums, das genau über $s_1$ entstehen wird. Das frühe „Schließen" der Scheide wird natürlich auch in den Querschnitten deutlich (Vgl. Abb. 2). In der hier gezeichneten Schnittebene ist die Scheide bei Blatt $b_2$ bereits geschlossen.

Unter dem Scheitel verbreitert sich die Achse rasch. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Streckung der Internodien zunächst unterbleibt und das Dickenwachstum vorherrscht. Diese Zunahme in die Breite erfolgt durch nach außen streichende schräge Zellzüge, die in einiger Entfernung vom Urmeristen in Erscheinung treten.

### B a u d e s K e g e l s.

Der Bau des Vegetationsscheitels ist klar und übersichtlich. Die Zellen haben im Mittel einen Durchmesser von 20 $\mu$ im Urmeristem und 70 $\mu$ in den älteren Teilen des Kegels. Von vornherein fallen dem Betrachter als hervortretende Zellgruppen zwei bis drei kappenförmige äußere Zell-Lagen [1]) auf, die ein mehr oder weniger unregelmäßig angerordnetes inneres Gewebe überwölben (Abb. 3). In vielen Fällen lassen sich in diesem Innengewebe eine Anzahl von senkrecht verlaufenden Reihen verfolgen, die mitunter aber erst am Grunde des Scheitelteils in Erscheinung treten, wo bereits die Sonderung in Mark und Prokambiumstränge eingeleitet wird.

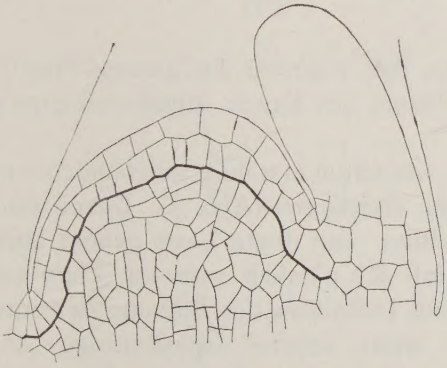

Abb. 3.

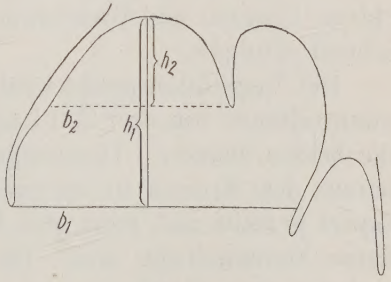


Abb. 4.

*Tradescantia albiflora,* Vegetationspunkte. Die stärkere Linie in Abb. 3 ist die Grenze zwischen Tunika und Korpus. Weitere Erklärung im Text. Vergr. 300×.

Der Grundriß des Scheitels ist eine Ellipse (Abb. 2), deren Durchmesser ungefähr im Verhältnis 1 : 2 stehen. Ihre kurze Achse

[1]) Zell-Lage im Sinne von KLIEM S. 308 und KORODY S. 39.

liegt in der Medianebene der Blätter, also auch in der Schnittebene. Die Blätter werden demnach nicht, wie man vielleicht erwarten möchte, senkrecht, sondern vielmehr parallel zur Längsachse der Ellipse ausgegliedert.

Zur Festlegung des Plastochronformwechsels (vergl. hierüber SCHÜEPP, SCHMIDT, ZIMMERMANN, KLIEM) wähle ich als Beziehungspunkt für meine Messungen die obere Ansatzstelle des zweitjüngsten Blattes, von der aus ich eine waagerechte Linie durch den Scheitel ziehe (Abb. 4: $b_1$). Die von ihr nach dem Gipfel gezogene Senkrechte nenne ich $h_1$. Von der Ansatzstelle des jüngsten Blattes aus ziehe ich die Breitenlinie $b_2$, von ihr nach dem Scheitel $h_2$. Ein Plastochron ist zahlenmäßig dann beendet, wenn der Wert von $h_2$ dem Anfangswert von $h_1$ gleich geworden ist.

Einige Stadien eines Plastochrons sind in der nachstehenden Tabelle wiedergegeben.

(Zahlenwerte in $\mu$)

| Kegelhöhe | | Kegelbreite |
|---|---|---|
| $h_1$ | $h_2$ | $b_1$ |
| 60 | 15 | 65 |
| 90 | 40 | 90 |
| 100 | 45 | 100 |
| 110 | 50 | 105 |
| 120 | 60 | 105 |

Aus den Zahlen geht hervor, daß während des ganzen Plastochrons Längen- und Breitenwachstum des Kegels annähernd gleich schnell erfolgen.

Der Vegetationspunkt wird, wie schon erwähnt, gewöhnlich von zwei, seltener von drei Zell-Lagen überzogen (Abb. 3). Davon sind die beiden äußeren Tunicaschichten. Die dritte Lage gehört aber bereits dem Korpus an, sie spaltet sich nämlich mitunter schon am Gipfel periklin auf, kann also laut Definition der Bildungselemente keine Tunikaschicht sein. Die nicht seltene lagenförmige Anordnung ihrer Zellen kommt — wie stets in ähnlichen Fällen — lediglich dadurch zustande, daß sich die Korpusinitialen eine Zeitlang nur durch antikline Wände teilen.

*Tradescantia albiflora* besitzt also eine zweischichtige Tunika. Unter ihr liegt ein Korpus, das in seinem Bau keine auffallende Planmäßgkeit erkennen läßt. Nur in seinem innersten Teil treten die oben erwähnten senkrechten Zellreihen auf. Als Initialen

fungieren meist mehrere Zellen, die sich voneinander äußerlich nicht unterscheiden. Nur gelegentlich hebt sich einmal eine einzige große mittlere Zelle aus ihren Nachbarn hervor.

### Blattanlage.

Die Anlage eines Blattes beginnt in der Regel mit der periklinen Aufspaltung einer Zelle der subepidermalen Lage, also der zweiten Tunikaschicht. Sie liegt etwa in der Mitte der Scheitelflanke. Ist der Primordialhöcker schon etwas älter, so trifft der Schnitt auf der gegenüberliegenden Flanke die Mitte der Blattscheide, die in ganz ähnlicher Weise wie der Blatthöcker ausgegliedert wird. Nur liegt hier die entsprechende periklin geteilte Ausgangszelle der zweiten Tunikaschicht etwas tiefer als beim Blattprimordium, weil sich der Kegel inzwischen gestreckt hat. Je nachdem, wie die Ausgangszelle der Blattentwicklung und ihre beiderseitigen Nachbarn nun im Primordialfeld gelegen sind, bestehen von Anfang an mehrere Wege für den weiteren Verlauf des Prozesses. Die meisten meiner Schnittbilder lassen sich auf eine von drei Möglichkeiten zurückführen.

Erstens (Modus A) kann die aufgespaltene subepidermale Zelle in der Mitte des Primordialfeldes liegen. Sie sei mit y, ihre Nachbarn

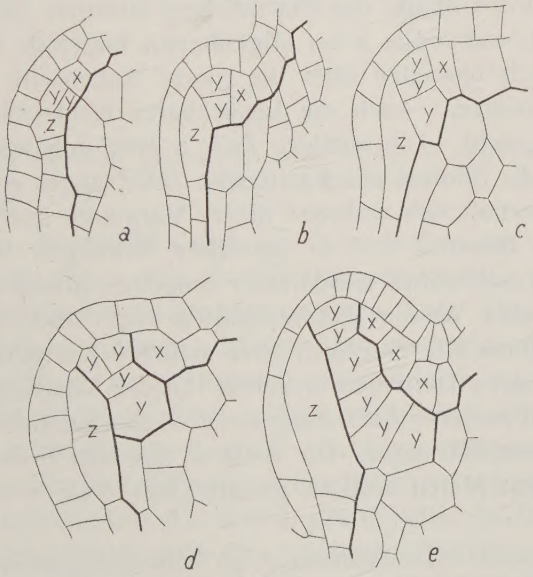


Abb. 5.
*Tradescantia albiflora,* Blattanlage nach Modus A. (Vgl. Text!) Vergr. 480×.

mit x und z bezeichnet. Die Zelle rückt infolge ihrer Mittellage später an die Spitze des jungen Blatthöckers, die sie dann, flankiert von x und der sich stark streckenden Zelle z, allein einnimmt (Abb. 5 a—e) [2]).

Zweitens besteht aber auch die Möglichkeit (Modus B), daß gerade die Wand zwischen y und z an die Spitze des Primordiums zu liegen kommt, so daß dann beide Zellen die Spitze des Höckers einnehmen (Abb. 6 a—c).

Drittens (Modus C) kann sich gleich am Anfang der Blattentwicklung die Zelle z an Stelle von y periklin teilen. Ihr äußeres Derivat z′ übt dann die sonst von der ganzen Zelle z ausgeführte Streckungstätigkeit allein aus, während das innere Derivat z″ sich — meist durch eine schräge Wand — weiter teilt (Abb. 6 d). Modus B und C liefern oft Zellbilder von überraschender Ähnlichkeit. An der verschiedenen Dicke der Zellwände läßt sich aber mit Sicherheit feststellen, daß die betreffenden Zellen doch unterschiedlicher Herkunft sind (vgl. Abb. 6 a und d).

Betrachten wir zunächst den Fall A. Die Abb. 5 a zeigt uns die erste perikline Aufspaltung von y. Hierauf streckt sich die Zelle z ebenso wie die auf gleicher Höhe liegenden benachbarten Korpuszellen spitzenwärts sehr stark. Eine noch stärkere Streckung erfährt die benachbarte Epidermiszelle. So kommt die erste leichte Vorwölbung des Blatthöckers zustande (Abb. 5 b). Es ist auffallend, wie lange z im allgemeinen ungeteilt bleibt; diese Zelle kann sich bisweilen über die ganze Außenseite des jungen Höckers erstrecken. Auch die benachbarte Epidermiszelle bleibt oft lange ungeteilt. Die mittlere Zelle y teilt sich weiter periklin und leitet so die Bildung eines zentralen Zellstranges ein (Abb. 5 c). Die Zelle x verhält sich während dieser Vorgänge noch passiv. Es erfolgen nun dauernd weitere perikline Teilungen der y-Reihe (Abb. 5 d, 5 e), schließlich werden ihre innersten Abkömmlinge noch durch senkrechte Wände durchgespalten (vgl. Abb. 6 e), so daß dann an der Basis älterer Blatthöcker mehrere Zellreihen zu finden sind, die alle aus y-Derivaten bestehen. Dieser Vorgang führt nach Streckung und weiterer Aufteilung dieser Zellen endlich zur Bildung eines Prokambiumstranges. Die Zelle x hat sich inzwischen auch zu wiederholten Malen antiklin geteilt (Abb. 5 e); x und z bilden

———————

[2]) Zur besseren Veranschaulichung der entwicklungsgeschichtlichen Zusammengehörigkeit sind hier wie auch in den folgenden Bilderserien die dickeren Zellwände übertrieben stark gezeichnet worden.

so — wenigstens im Medianschnitt — das parenchymatische Gewebe des Blatthöckers, y produziert hauptsächlich das Leitbündel. Die Epidermis wird von der ersten Tunikaschicht gebildet, die in der üblichen Weise diesen Entwicklungsvorgängen gefolgt ist.

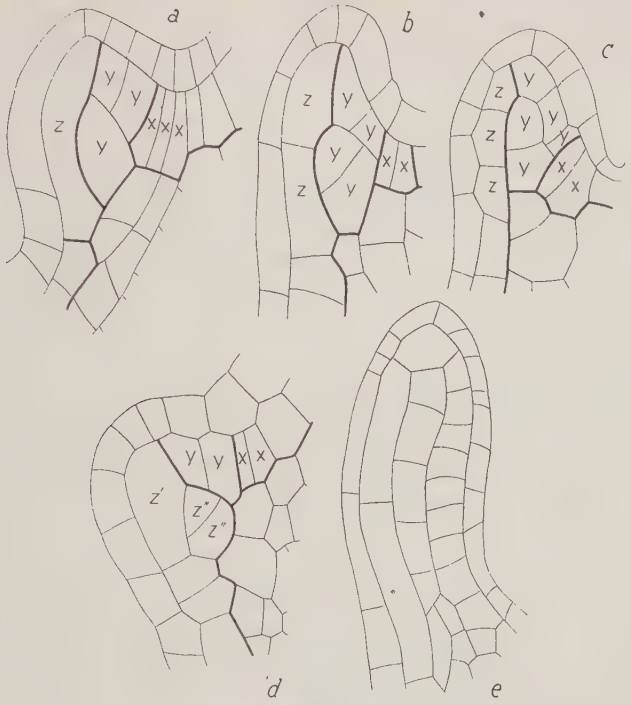


Abb. 6.
*Tradescantia albiflora,* Blattanlage nach Modus B und C. (Vgl. Text!) Vergr. 200×.

Bei dem Modus B liegen die Verhältnisse ein wenig anders. Hier wird die Spitze des jungen Höckers von den beiden Zellen y und z gemeinsam eingenommen (Abb. 6 a). Die Konfiguration kommt dadurch zustande, daß z sich viel weiter in den Höcker hinein erstreckt als beim Modus A. Die Zelle y und ihre Abkömmlinge werden dadurch etwas seitlich verdrängt. Die x-Reihe tritt erst später in das Primordium ein. Zunächst nimmt z einen großen Teil — die ganze Außenflanke — des Primordiums ein, y den Rest; z teilt sich später (Abb. 6 b, 6 c) in der üblichen Weise antiklin auf, kann aber gelegentlich noch eine Zeitlang ungeteilt weiter wachsen. Im Zentrum des Höckers liegt eine von dem inneren Derivat von y gebildete Zelle von charakteristischer, manchmal fast ovaler Gestalt

(Abb. 6 a), an deren Vorhandensein der Modus B leicht zu erkennen ist. Sie teilt sich späterhin (Abb. 6 b, 6 c) durch perikline oder schräge Wände weiter auf. Allmählich verwischen sich dann die Unterschiede zwischen den Derivaten von y und z derart, daß wir doch wieder wie in Modus A eine an der Spitze mündende Zellreihe im Primordium vor uns haben. Die Abb. 6 e zeigt uns ein Stadium, das man sowohl von Modus A wie auch von Modus B herleiten könnte. Die Herkunft der Zellen läßt sich hier nicht mehr ermitteln, da sich die Verschiedenheiten in der Stärke der Zellwände schon ausgeglichen haben.

Für den oben in seinen Anfängen schon geschilderten Modus C diene die Abb. 6 d als Beispiel. Hier hat sich an Stelle von y die Zelle z zuerst geteilt, das äußere Derivat z′ hat sich gestreckt, das innere z″, hier schon wieder geteilt, bildet eine ähnliche Figur wie das innere Derivat von y im Modus B. Dennoch sind diese Zellen verschiedener Herkunft.

Zwischen diesen Modi, die in benachbarten Schnitten vorkommen können, finden sich auch Übergänge. Modus A trifft man in der Hauptsache in den medianen, Modus B und C meist in den seitlichen Teilen des Blatthöckers an.

### *Kap. 4. Tradescantia virginica.*

Der Vegetationskegel von *Tr. virginica* zeigt ähnliche Verhältnisse wie der von *Tr. albiflora.* Der Umriß des Scheitels ist jedoch flacher, die Achse anfangs noch etwas mehr gestaucht. Achselsprosse oder zumindest deren Anlagen sind viel regelmäßiger als bei *Tr. albiflora* zu finden. Die Zellen sind größer als bei *Tr. albiflora.* Ihr Durchmesser beträgt etwa 30 $\mu$ im Urmeristem. Auch hier umgreift das junge Blatt den Kegel bald mit einer geschlossenen Scheide.

Das Querschnittbild der Knospe zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Tr. albiflora,* nur ist hier der Grundriß des Scheitels fast kreisrund. Es fällt auf, daß die jüngsten Blätter nicht so dicht aneinander liegen wie bei *Tr. albiflora,* sondern viel mehr Zwischenraum freilassen. (Aus Raumgründen muß ich auf die Wiedergabe von Abbildungen hierfür verzichten.) In nachstehender Tabelle sind die zahlenmäßigen Veränderungen für einige Stadien eines Plastochrons wiedergegeben. (Zahlenwerte in $\mu$.) Dabei fällt auf, daß sich zwischen Nr. 2 und 3 die Breite des Kegels sehr beträchtlich (um 80 $\mu$) vergrößert hat, während das Wachstum in die Höhe wesentlich geringer geblieben ist (20 $\mu$).

| Nr. | Kegelhöhe | | Kegelbreite |
|---|---|---|---|
| | $h_1$ | $h_2$ | $b_2$ |
| 1 | 80 | 15 | 125 |
| 2 | 85 | 20 | 130 |
| 3 | 130 | 40 | 210 |
| 4 | 148 | 58 | 212 |
| 5 | 197 | 82 | 242 |

Bau des Kegels.

*Tradscantia virginica* ist bereits in einer ausführlichen Monographie von GRAVIS behandelt worden, der namentlich die Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Leitbündel eingehend untersucht hat.

GRAVIS glaubt, am Kegel von *Tr. virginica* vier verschiedene Histogene erkennen zu können: das erste ist das Dermatogen, „c'est-à-dire la couche qui deviendra l'épiderme des feuilles et de la tige.". Die Zellen des zweiten Histogens „subissent des recloisonnements tangentiels et engendrent ainsi le mésophylle interne et le mésophylle externe des feuilles, elles engendrent aussi la zone corticale des entrenoeuds de la tige". Auch das dritte Histogen soll an der Blattentwicklung teilnehmen, es ist „l'assise génératrice

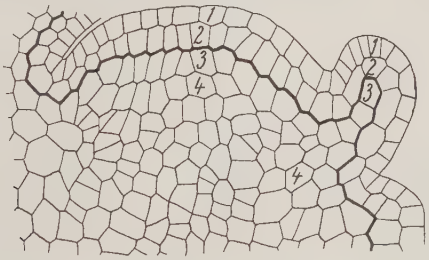


Abb. 7.

*Tradescantia virginica,* Vegetationspunkt nach GRAVIS, Taf. XVI, Fig. 176. Blattanlage falsch gedeutet: Die mittlere Zellreihe ist nicht von 3 abzuleiten, sondern von 2. (Vgl. S. 414.)

des nervures et du mésophylle moyen des feuilles ainsi qué d'une partie des faisceaux de la tige avec le tissu fondamental situé entre ces faisceaux." Das vierte Histogen „n'intervient pas dans la formation des feuilles, mais il donne naissance à toute la partie centrale de la tige." Der Verfasser gibt in seiner sehr sorgfältig angelegten Arbeit einige Abbildungen von Vegetationskegeln verschiedenen Alters, welche die von ihm aufgestellten Behauptungen

belegen sollen. (Vgl. Abb. 7, auf die wir später noch einmal zurückkommen werden.) Er geht insofern im Gegensatz zu vielen seiner Zeitgenossen schon eigene Wege, als er die Hanstein'sche Einteilung verwirft, hauptsächlich wegen der Unmöglichkeit, Periblem und Plerom einwandfrei zu trennen. Von unserem heutigen Standpunkt aus gesehen ist freilich auch seine Erklärung der Verhältnisse am Vegetationspunkt nicht befriedigend. — Der Scheitel wird wie bei *Tr. albiflora* von einer zweischichtigen Tunika überzogen. Das GRAVISsche dritte und vierte „Histogen" sind einwandfrei als Korpuslagen erkennbar, sie spalten öfter unmittelbar am Gipfel des Kegels periklin auf und können also laut Definition keine Tunikaschichten sein (Abb. 8). Meist sind indessen überhaupt nur zwei bis drei Lagen deutlich zu verfolgen..

Abb. 8.

*Tradescantia virginica,* Vegetationspunkt. Die stärkere Linie ist die Grenze zwischen Tunika und Korpus. Vergr. 100×.

Das Korpus besteht aus einem Gewebe, das erst in seinen unteren Teilen senkrechte Reihen erkennen läßt. Seine Initialen geben sowohl nach den Seiten wie auch nach unten Derivate ab.

## Blattentwicklung.

Das Blatt wird in ganz entsprechender Weise gebildet wie bei *Tr. albiflora,* d. h. auch hier sind nur die beiden Tunikaschichten an der Blattenwicklung beteiligt. Die Blattentwicklung beginnt wie bei *Tr. albiflora* mit der Aufspaltung meist nur einer Zelle der zweiten Schicht (Abb. 9 a). Die basalwärts von y liegende Zelle z streckt sich wie bei *Tr. albiflora* stark spitzenwärts (Abb. 9 b), ohne zunächst geteilt zu werden. Die Zelle y teilt sich in Abb. 9 b noch-

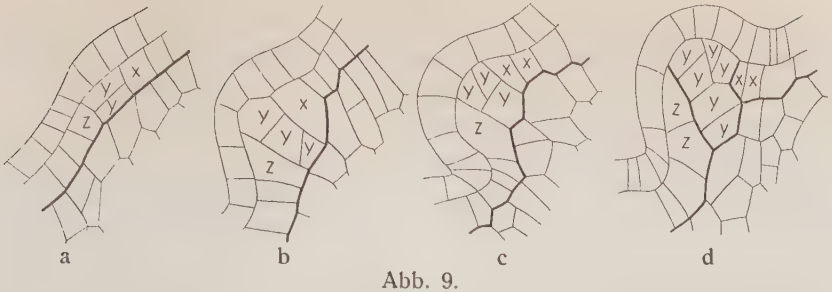


Abb. 9.

*Tradescantia virginica*, Blattanlage, die mit einer periklinen Teilung (in Zelle *y*) beginnt. (Vgl. Text!) Vergr. 240×.

mals periklin, in Abb. 9 c dagegen hat sich ihr äußeres Derivat antiklin durchgeteilt. Nachdem nun auch die Zelle x mehrere antikline Teilungen erfahren hat (Abb. 9 c, 9 d) und die Zelle z sich aufzuteilen beginnt, haben wir eine ähnliche Konfiguration wie bei *Tr. albiflora*. Von der Mitte des Höckers ab nach unten bilden die Abkömmlinge von y späterhin zwei und weiter unten sogar drei Zellreihen.

Auch die andere bei *Tr. albiflora* erörterte Möglichkeit der Blattbildung (aus z + y) findet sich gelegentlich. Ich kann auf ihre genaue Schilderung verzichten, da sie sich in ganz ähnlichen Bahnen abspielt wie bei *Tr. albiflora*. Dagegen möchte ich hier noch einen anderen Fall besprechen, den ich dort nicht angetroffen habe: Die Abb. 10 a zeigt sowohl die y- wie auch die x-Zelle aufgespalten. Die Hervorwölbung des Höckers wird auch hier hauptsächlich von y und der sich streckenden Zelle z besorgt (Abb. 10 b

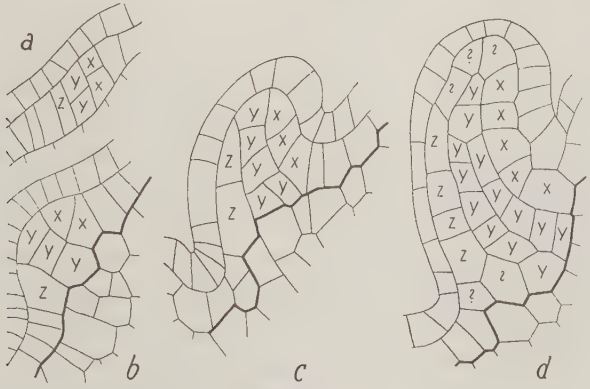


Abb. 10.

*Tradescantia virginica*, Blattanlage, die mit zwei periklinen Teilungen (in Zelle *x* und *y*) beginnt. (Vgl. Text!) Vergr. 240×.

u. 10 c). Durch wiederholte Teilungen entsteht aus x und y je eine Zellreihe, die beide zusammen mit z den jungen Blatthöcker bilden. Der Prozeß mündet nun in den oben geschilderten Entwicklungsmodus ein. In Abb. 10 d kann man die Herkunft der an der Spitze des Höckers gelegenen Zellen schon nicht mehr mit Sicherheit feststellen. Bisweilen ragt das Korpus in der Mitte etwas weiter in die Basis des Höckers hinein als bei Abb. 10 d. Es nimmt aber — wie schon erwähnt — an der Ausgestaltung des Primordiums weiter keinen Anteil, im Gegensatz zu der Angabe von GRAVIS, der auch sein „3. Histogen" in das Primordium vorstoßen läßt. Gewiß gibt es hin und wieder Zellbilder, die eine solche Deutung zunächst als möglich erscheinen lassen; freilich nur dann, wenn man sie für sich allein beurteilt und die jüngsten Stadien völlig außer Acht läßt. Die Figur 176 von GRAVIS, die wir in unserer Abb. 7 wiedergeben, zeigt einen solchen Fall. Hier hat sich GRAVIS durch die Anordnung der Zellen zu sauberen Reihen zu der falschen Deutung verführen lassen, und FR. LANGE glaubte diese Auslegung GRAVIS' auf Grund einiger Freihandschnitte bestätigen zu können. G. sieht die mittlere Zellreihe des Blatthöckers als einen Zapfen an, der von der dritten Lage her nach außen vorstößt. Sie muß aber von der zweiten abstammen, die, wie wir gesehen haben, schon in den jüngsten Stadien ausnahmslos wiederholte perikline Teilungen erfährt. Die zweite Lage kann also in dem von GRAVIS abgebildeten Stadium gar nicht mehr „unaufgespalten" den Blatthöcker überziehen. Der mittlere Zellstrang der Abb. 7 ist nichts anderes als die Reihe der y-Zellen unserer Abbildung 10. Der Fehler, den beide Autoren begehen, liegt in ihrer Methode, das Zellnetz zu deuten. Man darf bei der Untersuchung der Histogenese eines Organs nicht von Entwicklungsstadien ausgehen, die schon so weit vorgeschritten sind wie der von GRAVIS gezeichnete Blatthöcker; vielmehr muß man mit den allerersten Anfängen der Organentwicklung beginnen und dann Schritt für Schritt weitergehen, und darf nicht eher endgültige Schlüsse ziehen, bis man eine lückenlose Entwicklungsreihe des Organs aufstellen kann. Nur dann kann man etwas über die Herkunft und genetische Zusammengehörigkeit einzelner Zellen aussagen, die zwar in den jüngsten Entwicklungsstufen meist ohne Schwierigkeiten zu erkennen, in älteren Stadien dagegen oft verwischt ist. Die oben geschilderte eingehende Untersuchung der Blattanlage von *Tr. virginica* ergab nun, daß von einer Beteiligung des GRAVISschen dritten Histogens, das nach unserer

Darlegung die äußere Zell-Lage des Korpus ist, nicht die Rede sein kann. An der Anlage des Blattes beteiligen sich — ebenso wie bei *Tr. albiflora* — also nur die beiden Tunikaschichten.

### Achselsproß.

Die Anlage einer Achselknospe findet sich in den meisten Blattachseln, in der Regel kommt sie aber nicht zur Weiterentwicklung, sondern bleibt als kleiner Zellkomplex latent, wenn sie nicht durch irgendwelche äußeren Einwirkungen aktiviert und zum Austreiben gebracht wird. Ihre Histogenese ist mit der unmittelbar über ihr sich entwickelnden Scheidenanlage, deren Bildung ganz ähnlich wie die des Blatthöckers selbst verläuft, derart verknüpft, daß beide wenigstens in ihren Anfangsstadien ein Ganzes bilden, erinnert also in dieser Beziehung an die von RÖSLER beschriebenen Vorgänge bei der Bildung der Achselknospe von *Triticum*. Erst später findet dann eine Trennung der beiden Anlagen statt. In älteren Stadien weicht der Achselsproß bisweilen aus der Medianebene des Hauptsprosses heraus und erschwert so eine weitere Untersuchung. Indessen sind diese älteren Stadien für uns nicht von so großer Wichtigkeit, entsprechen sie doch schon einem fertigen Vegetationspunkt.

Schon während der ersten periklinen, die Entwicklung der Scheide einleitenden Aufspaltungen der zweiten Tunikaschicht spielen sich in gleicher Höhe im Korpus Teilungsvorgänge ab, die das Zellenmaterial, welches später zur Bildung eines Achselsprosses verwandt werden kann, liefern. Durch perikline Teilungen

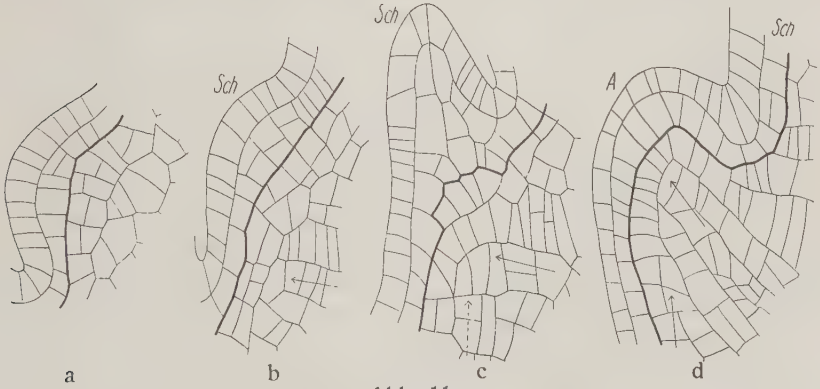


Abb. 11.

*Tradescantia virginica,* Anlage des Achselsprosses (*A*). *Sch* Scheidenanlage. Näheres im Text. Vergr. 240×.

von Korpuszellen (der dritten Lage sowie des tiefer innen liegenden Gewebes) bilden sich am Grunde der Scheidenanlage einige waagerechte nach außen stoßende Zellzüge heraus (Abb. 11 a). Während die heranwachsende Scheide hauptsächlich nach oben wächst, drängen diese waagerechten Reihen nach außen, dadurch, daß sich ihre einzelnen Zellen immer wieder periklin teilen (Abb. 11 b). Eine etwa vorhanden gewesene dritte Lage läßt sich schon im nächsten Stadium (Abb. 11 c) nicht mehr in ihrem Verlauf verfolgen, vielmehr reichen die waagerechten Reihen bis an die zweite Tunikaschicht heran. Für die Anzahl der Reihen und die Art und Weise der Teilungen in ihnen gibt es kein festes Schema. Durch Einziehung horizontaler Wände kommt es je nach Bedarf zur Vermehrung dieser Reihen (Abb. 11 c). Nachdem die Scheide noch weiter nach oben vorgestoßen ist, setzt sie sich schließlich gegen die Achselsproßanlage durch eine Einbuchtung ab, die durch das erst seitwärts, dann aufwärts gerichtete Vorstoßen des Achselsprosses zustande kommt (Abb. 11 d). Wir haben hier schon einen fertigen Vegetationspunkt vor uns, der deutlich seine Bildungselemente Tunika und Korpus unterscheiden läßt. Diese leiten sich also hier von den entsprechenden Elementen des Hauptsprosses ab.

### *Kap. 5. Iris germanica.*

Der Vegetationskegel von *Iris* weicht von den bisher besprochenen insofern stark ab, als er unmittelbar dem dorsiventralen Rhizom aufsitzt, und zwar nicht direkt endständig, sondern etwas rückwärts von der Spitze des letzten Sympodialgliedes, wie dies HELM 1937 (S. 348 Abb. 11) beschreibt. Hierbei kommen die Internodien fast überhaupt nicht zur Ausbildung, die Achse bleibt also gestaucht. Nur bei der Anlage eines Blütenstandes, die aber nach BUXBAUM (1934 S. 926) mitunter jahrelang unterbleiben kann, findet eine Streckung der einzelnen Achsenglieder statt.

Der Scheitelteil ist verhältnismäßig flach (Übersichtsbild Abb. 12). Die Größe der Zellen im Urmeristem beträgt im Durchschnitt etwa 40 $\mu$. Die jungen Blatthöcker ($b_1$) erscheinen etwa in der Mitte der Scheitelflanke. Die Blätter besitzen keine geschlossenen Scheiden, sondern umgreifen in jüngeren Stadien den Kegel nur etwa bis zur Hälfte. Etwas ältere Blätter überdecken sich ein wenig mit ihren Rändern (Querschnittbild Abb. 13). Aber selbst bei den ältesten Blättern greifen die basalen Teile nur völlig um die nun den Kegel einschließenden jüngeren Blätter herum, ohne

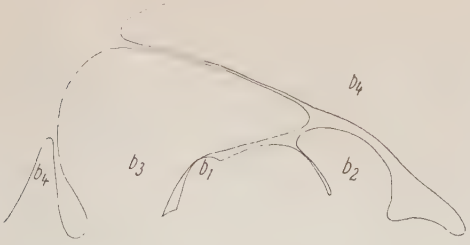


Abb. 12.

*Iris germanica,* Vegetationskegel mit den Blattanlagen $b_1$ bis $b_4$; ein Randzipfel von $b_4$ ist links unten zum zweiten Male getroffen. Vergr. 100×.

daß die Ränder miteinander verwachsen. Das, was man beim ersten Betrachten eines Längsschnittes für eine Verwachsungsstelle halten könnte, sind die hinter dem Kegel herum greifenden Ränder, die oft schon bei einer ganz wenig schrägen Schnittführung vom Messer streifend getroffen werden. Ihre zipfelartigen Spitzen weisen daher auch keine klare Anordnung der Zellen, sondern stets abgerissene Ränder auf. Die hügelartigen Vorwölbungen zwischen den etwas älteren Blattanlagen (z. B. zwischen $b_2$ und $b_4$ in Abb. 12) sind freie Teile der jungen, sich stark verbreiternden Achse.

## Bau des Kegels.

Die uns hier beschäftigenden Fragen werden bereits von HELM kurz gestreift. In seinen Angaben über den anatomischen Bau des Kegels bezieht er sich auf eine ältere Arbeit von MANGIN aus dem Jahre 1882 über *Iris sibirica,* in der dieser drei äußere Zell-Lagen, die die Innenmasse des Kegels überdecken, beschreibt.

Offensichtlich von diesen Angaben beeinflußt, behauptet HELM (1937 S. 348), daß bei *Iris* drei Tunikaschichten vorhanden seien, wird aber schon durch seine eigene Abbildung 11, III widerlegt, die eine deutliche perikline Aufspaltung der dritten Lage am Scheitel des Kegels aufweist. Eine Übertragung der Begriffe Tunika und Korpus auf eine so allgemein gehaltene Schilderung der Verhältnisse am Kegelscheitel, wie sie MANGIN gibt, ist aber begreiflicher Weise nicht angängig [3]). „Es kann nur erneute Verwirrung stiften, wenn man die klar definierten Begriffe Tunika und Korpus für die Beschreibung irgendwelcher anderen Verhält-

[3]) Auch aus den entsprechenden Angaben HELM's für andere Objekte (S. 330, 338) geht hervor, daß er sich über die Begriffe Tunika und Korpus noch nicht völlig klar geworden ist.

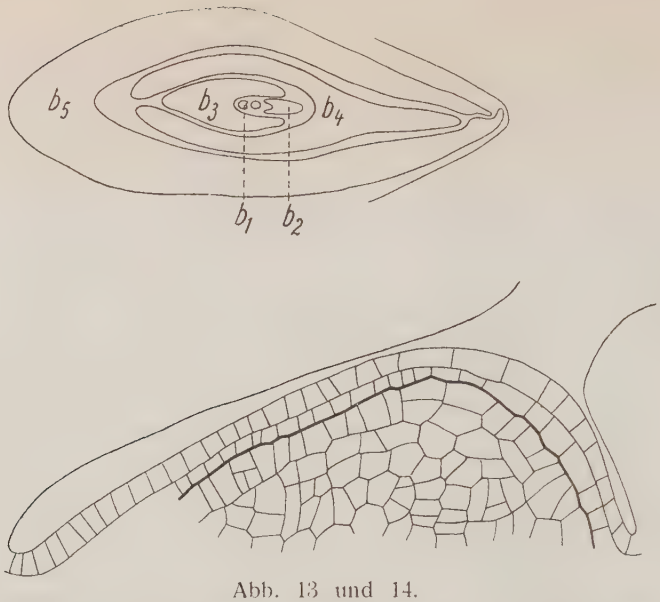


Abb. 13 und 14.

*Iris germanica.* Abb. 13 (oben) Querschnitt in der Höhe des Scheitels mit 5 Blattanlagen $b_1$ bis $b_5$. Vergr. 40×. Abb. 14 (unten) Scheitelteil im Längsschnitt, die zweischichtige Tunika zeigend. Vergr. 230×

nisse mißbraucht und sie ebenso verschwommen und willkürlich verwenden wollte, wie dies früher mit »Periblem« und »Plerom« geschehen ist." (BUDER Manuskript. Vergl. auch KORODY 1937, S. 39 ff. u. 56 f.)

*Iris* weist deutlich nur zwei Tunikaschichten auf. Die beiden Schichten überdecken die Innenmasse des Scheitels völlig unaufgespalten, die oft vorhandene dritte Lage dagegen zeigt häufig perikline Aufteilungen am Gipfel, stellt also die äußerste Lage des Korpus dar (Abb. 14).

Die etwas schräg nach außen streichenden, regelmäßig im Inneren des Korpus erkennbaren Zellreihen („des files cellulaires rayonnant en éventail du sommet vers la base", MANGIN S. 265) sind bei *Iris* in größerer Anzahl als bei den anderen Objekten vorhanden (mitunter bis zu 9 Reihen). Ihre Zellen werden bald am Grunde des Scheitelteiles parenchymatisch. Das weiter basalwärts liegende, schon zum Rhizom gehörende Gewebe ist reich mit Reservestoffen (Stärke) vollgepfropft.

### Blattentwicklung.

Die Blattentwicklung beginnt hier mit mehreren periklinen Aufteilungen in den äußersten Lagen des Korpus (Abb. 15 a). Die

so entstehenden Zellgruppen beginnen sich in antikliner Richtung ein wenig zu strecken und bewirken so die erste schwache Vorwölbung des Primordiums. Darauf erfolgt eine perikline Teilung einer darüber liegenden Zelle der zweiten Tunikaschicht (Abb. 15 b), die aber oft noch recht lange hinausgezögert werden kann. Durch wiederholte, rasch aufeinander folgende weitere Aufspaltungen der Korpuszellen, namentlich in der dritten Lage, entstehen mehrere schräg nach oben und außen vordrängende Zellreihen (Abb. 15 c), die sich alle gleichmäßig am Aufbau des Blatthöckers beteiligen, wodurch dieser bald sehr breit und flach gewölbt erscheint. Die

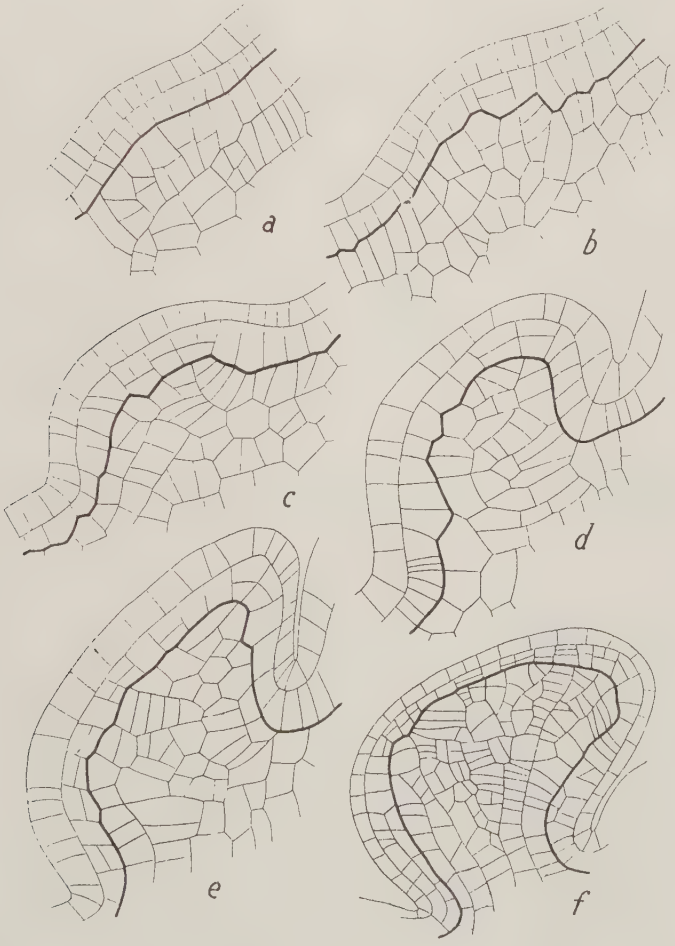


Abb. 15.

*Iris germanica*, Blattanlagen. Die stärkere Linie ist die Grenze zwischen Tunika- und Korpus-Abkömmlingen. a—e Vergr. 300×, *f* Vergr. 150×.

Aufspaltung in der zweiten Tunikaschicht macht meist nur sehr langsam weitere Fortschritte; reichere Teilungen, wie in Abb. c, finden sich seltener. Bis dahin sind die Grenzen der ursprünglich dritten Lage meist noch sehr deutlich zu verfolgen. Nun wird aber der Blatthöcker immer stärker herausgewölbt (Abb. 15 d), ohne daß dabei von einer stärkeren Beteiligung der zweiten Tunikaschicht am Blattaufbau die Rede sein könnte. Ihre schon aufgeteilten Zellen — in Abb. 15 d nur zwei — verharren weiter in diesem Zustand und teilen sich wenigstens zunächst nicht mehr, so daß also die beiden Tunikaschichten völlig passiv vom Korpus herausgewölbt werden.

In einem etwas älteren Stadium (Abb. 15 e) tritt uns nun folgendes Zellbild entgegen: die zweite Tunikaschicht, zum Teil noch gänzlich unaufgespalten, überzieht eine Menge von etwa 4- bis 6-gliedrigen Zellreihen, deren Streichrichtung teils schräg nach oben, teils mehr waagerecht nach außen geht. Damit steht ein immer stärker werdendes Wachstum an der Rückenseite des Primordiums im Zusammenhang (Abb. 15 f), das schließlich so überhand nimmt, daß die Wachstumstätigkeit der ursprünglichen Blattspitze hinter diesem „dorsalen" Wachstum zurückbleibt. Dadurch schiebt sich die Spitze des jungen Blattes immer mehr nach dem Scheitel des Vegetationskegels zu, der dann schließlich von den älteren Primordien schützend überdacht wird (vergl. Übersichtsbild Abb. 12).

Späterhin stößt dann die Rückenseite des jungen Blattes noch weiter nach außen vor und bildet einen langen nasenförmigen Fortsatz. Dieser wird zu dem späteren schwertförmigen Teil des Blattes.

Wir haben bei *Iris* also den selteneren Fall vor uns, daß das Korpus die Hauptmasse, d. h. fast die gesamten inneren Teile des Blattprimordiums bildet, während die beiden Tunikaschichten nur die Epidermis und die äußeren Teile des Mesophylls liefern. Bisweilen läßt sich auch noch an viel älteren Blatthöckern erkennen, daß die meisten Zellteilungen in dem vom Korpus stammenden Gewebe stattfinden, während die Abkömmlinge der Tunika nur einen wenige Zellbreiten tiefen äußeren Saum bilden. Auch die Anlage des schwertförmigen Rückenfortsatzes wird hauptsächlich vom Korpus geliefert. Wie sich Tunika und Korpus bei der weiteren Ausbildung des Blattes verhalten, habe ich an Hand meiner Präparate nicht mit Sicherheit entscheiden können.

## Zur Frage der Achsenverstärkung.

Die Vorgänge bei dem alsbald unter dem Kegelscheitel einsetzenden primären Dickenwachstum sind von HELM u. a. auch bei *Iris* untersucht worden. HELM stellt in Übereinstimmung mit STRASBURGERs älteren Angaben für die Palmen fest, daß dieses Dickenwachstum bei den von ihm geprüften Monokotylen durch die Tätigkeit eines Meristemmantels zustande kommt, der sich aus schräg nach außen streichenden Zellreihen zusammensetzt, die bald unter dem Kegelscheitel erkennbar werden. Diese meristematische Zone ist bei *Iris* deutlich erkennbar. Offen bleibt nur die Frage, durch welche Zellteilungsvorgänge im Scheitelteil die Zellreihen dieses Meristemmantels entstehen. HELM kommt für *Iris* zu folgendem Schluß: „Auffallend sind sodann leicht bogig verlaufende Zellzüge, die in den jüngsten Blattanlagen unmittelbar in oder unter der Epidermis beginnen und sich in nach auswärts gewendetem Bogen direkt unterhalb der Basis der nächst älteren Blattanlagen hinziehen" (HELM, Abb. 11, III, rechts). „Sie gehen aus den dort gelegenen Zellen durch antiklinale (von mir gesperrt!) Wandbildung hervor — besonders gut ersichtlich an ihrem vegetationspunkt-nahen Ende — und stellen in ihrer Gesamtheit den primären Meristemmantel dar, der durch die Vorgänge des primären Dickenwachstums der Achse ihre endgültige Stärke verleiht." (S. 348—49).

Eine Nachprüfung dieser Angaben an meinen Präparaten von *Iris germanica* ergab nun, daß sich hin und wieder Zellbilder finden, die sich vielleicht im Sinne von HELM deuten ließen. Einzelne der den Meristemmantel bildenden Zellreihen lassen sich in „bogigem Verlauf" bis in die Nähe der jüngsten Blattanlagen zurückverfolgen. Ob es sich hier aber wirklich um von Anfang an einheitliche Zellreihen handelt, läßt sich im einzelnen Präparat nicht immer ohne weiteres entscheiden.

In anderen Präparaten ist aber eine Deutung im Sinne HELMs nicht möglich, vielmehr entstehen diese Reihen hier durch Einziehung zahlreicher perikliner Wände in den unteren Zonen der Korpus-Außenlagen. Dadurch entstehen ganz ähnliche Zellbilder, wie sie oben schon in anderem Zusammenhange, bei der Bildung der Achselsprosse von *Tradescantia virginica,* beschrieben wurden: es kommt zur Ausbildung von nach außen drängenden, schrägen oder waagerechten Zellzügen, die besonders deutlich unmittelbar unter den freien Achsenteilen sichtbar werden, die zwischen den

älteren Blattanlagen hervortreten. Diese Zellzüge bewirken nun die extreme Verbreiterung der Achse. Derartige Zellbilder entstehen immer bei einem Wachstum in vorwiegend zentrifugaler Richtung, also bei der Bildung sich stark verbreiternder Achsen (vergl. auch KORODY S. 29) [4]). Die ganze Frage verdient auch in Rücksicht auf sich verbreiternde Blütenachsen (z. B. bei perigyner Insertion des Perianths) eine erneute eingehende Untersuchung.

### *Kap. 6. Allium porrum.*

Das Habitusbild Abb. 16 zeigt uns, daß *Allium porrum* eine lange, geschlossene Scheide besitzt, die den unteren Teil des Sprosses eng umschließt. An der Übergangsstelle von der Scheide zur Blattspreite findet sich eine schön ausgebildete häutige Ligula.

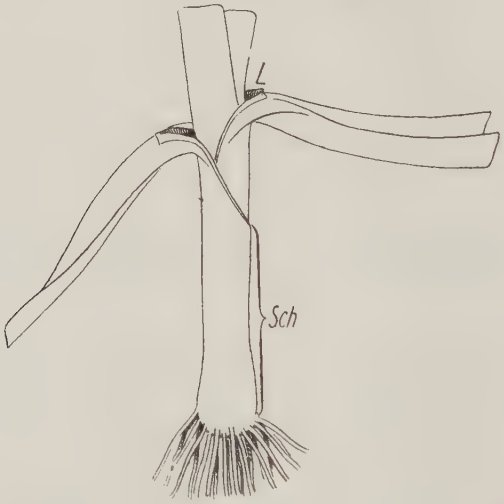


Abb. 16.

*Allium porrum,* Basalteil eines Sprosses, die geschlossene Scheide *Sch* und die Ligula *L* zeigend.

Der Kegel besitzt einen kreisrunden Grundriß. Er sitzt einer stark gestauchten Achse auf (Abb. 17). Meist tritt bei dieser

---

[4]) HELM nimmt auch für die von ihm untersuchten Palmen ein bogenförmiges Umbiegen von periklinalen Reihen an, im Gegensatz zu STRASBURGER, der zu dem Ergebnis gekommen war, daß es sich um antiklinale Zellreihen (also durch Einziehen perikliner Wände gebildete) handelt. Wie BACHMANN (in seinem Referat Bot. Centrbl. Bd. 30, S. 3) sind auch wir der Meinung, daß HELM's Ansicht durch seine Bilder „nicht voll befriedigend gestützt" wird.

Zwiebelpflanze das Streckungswachstum unterhalb des Scheitelteiles gegen das alsbald einsetzende primäre Dickenwachstum so zurück, daß der Scheitel in eine schüsselförmige Vertiefung zu liegen kommt. Die Tätigkeit des — hier übrigens in ganz ähnlicher Weise wie bei *Iris* durch perikline Teilungen von Korpus-Zellen entstehenden — primären Meristemmantels ist also bei *Allium porrum* sehr stark. Ähnliche Verhältnisse werden von *HELM* für die Palme *Livinstona chinensis* beschrieben. Dagegen setzt nach seinen Untersuchungen die primäre Achsenverstärkung bei *Allium cepa* erst viel weiter unter dem Scheitel ein, so daß bei dieser Art die Achse nicht so stark gestaucht wird wie bei *Allium porrum*.

Der äußere Umriß des Scheitel-Längsschnitts ist dem von *Iris* ähnlich, mitunter aber noch etwas flacher. Achselsprosse („Beizwiebeln") werden bei *Allium porrum* im Gegensatz zu nahe verwandten Arten meist nicht ausgebildet. (GRAEBNER u. KIRCHNER S. 376).

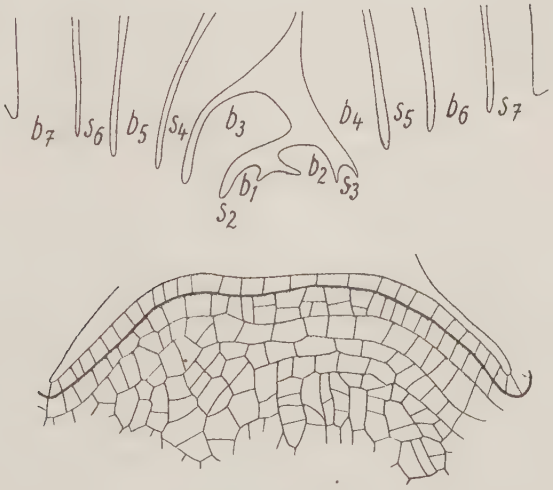


Abb. 17 und 18 *Allium porrum*.

Oben: Längsschnitt durch den Vegetationskegel und die jüngsten Blattanlagen $b_1$ bis $b_7$; $s_2$ bis $s_7$ die zugehörigen Scheiden. Vergr. 40×. Unten: Vegetationspunkt mit einschichtiger Tunika. Vergr. 135×.

## Bau des Kegels.

Der Scheitel zeigt in den meisten Fällen zwei bis drei äußere Zell-Lagen. Nur die äußerste ist aber als Tunikaschicht anzusprechen, denn schon die zweite Lage zeigt öfter perikline Aufteilungen am Gipfel (Abb. 18). Sie ist demnach die äußere Korpuslage. Das Korpus besteht aus ein bis zwei äußeren Lagen — deren

Zahl aber im Extrem auch bis zu sechs ansteigen kann — und einem darunter liegenden ziemlich unregelmäßigen Gewebe, das meist keinerlei Anordnung in senkrechte Reihen erkennen läßt. Im günstigsten Falle kann man in der Mitte des Kegels eine solche Reihenbildung auf eine kurze Strecke verfolgen. In geringer Entfernung vom Scheitel beginnt bereits das Dauergewebe der Achse.

### Blattentwicklung.

Die ersten Anzeichen für die Bildung einer Blattanlage sind in den periklinen Teilungen einiger äußerer Korpuszellen zu erblicken. Sie treten in der dritten Lage (von außen gerechnet) auf. Bald darauf folgen auch Aufspaltungen in der zweiten Lage (Abb. 19 a). Immer sind es mehrere neben einander liegende Zellen, die annähernd gleichzeitig aufgeteilt werden. Dadurch erscheint das Primordium von Anfang an verhältnismäßig dick. Schon in jungen Stadien bilden sich aus diesen Ausgangszellen bis zu acht schräg nach außen streichende Zellreihen aus. Den Beginn

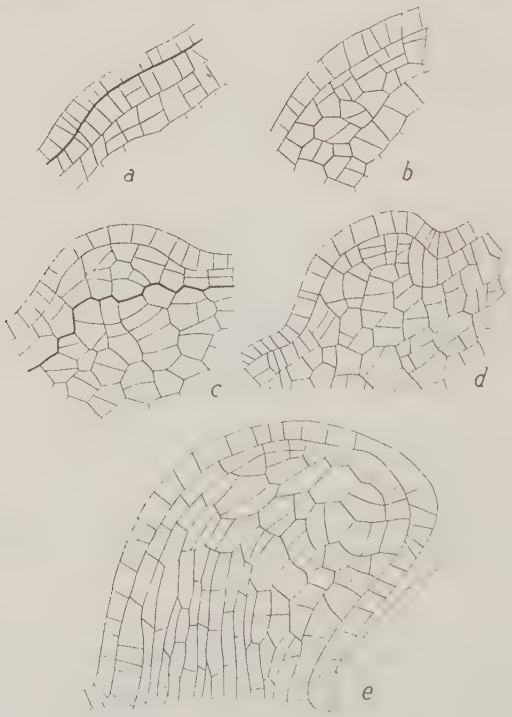


Abb. 19. *Allium porrum.*
Blattanlage; in *a* die Grenze zwischen Tunika und Korpus, in *c* die Grenze zwischen 1. und 2. Korpuslage durch dickere Linie hervorgehoben. Vergr. 140×.

dieser Entwicklung zeigt Abb. 19 b: in der zweiten Lage sind nun fünf Zellen periklin, zwei ihrer Derivate noch einmal antiklin geteilt. Sie bilden zusammen mit den darunter liegenden Zellen die Anfänge jener oben erwähnten Reihen, die in den folgenden Stadien (Abb. 19 c, 19 d) deutlich hervortreten. In Abb. 19 c ist die Abgrenzung der ursprünglich zweiten Lage nach innen noch klar zu erkennen. Die zweite Lage hat sich durch Einziehung perikliner und antikliner Wände weiter aufgeteilt. Ihre Derivate nehmen den jungen Höcker fast allein ein. Durch die rege Teilungstätigkeit in der zweiten Lage geht nun aber allmählich diese deutliche Abgrenzung zwischen ihr und dem darunter liegenden Korpusgewebe verloren, so daß die Zugehörigkeit der Derivate in Abb. 19 d schon nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen ist. Da aber die subepidermale Lage ebenso dem Korpus angehört wie das tiefer gelegene Gewebe, ist die Entscheidung über die histogenetische Herkunft der tiefer gelegenen Elemente des Blattes hier von geringerem Belang. Der Blatthöcker richtet sich nun durch stärkeres dorsales Wachstum etwas auf. — Die Abb. 19 e stellt einen älteren Höcker dar, an dessen Rückenseite schon deutlich die Herausdifferenzierung der Prokambiumstränge beginnt.

### Die Anlage der Scheide.

Die Entwicklung der Blattscheide beginnt wie die des Primordialhöckers mit periklinen Teilungen des unter der zweiten Lage befindlichen Korpusgewebes, denen auch hier alsbald Aufspaltungen der zweiten Lage selbst folgen. Die Anlagen der Scheiden ($s_3$ usw.) liegen nicht unterhalb (wie bei *Tradescantia),* sondern seitlich von den nächst-jüngeren Primodien, was eine Folge der Tätigkeit des primären Meristemmantels ist, der sie hinaufschiebt. Der Schluß der Scheide, der im medianen Längsschnitt durch das Vorschieben von s sichtbar wird (vgl. Kap. 3), erfolgt hier erst nach der Ausgliederung des nächsten Blattprimordiums: In Abb. 17 ist $b_1$ schon als ansehnlicher Höcker vorgewölbt, während $s_2$ eben erst mit der Anlage beginnt und bei der gewählten Vergrößerung kaum angedeutet erscheint.

### Die Bildung der Ligula.

Schon an noch verhältnismäßig jungen Blättern bemerkt man die ersten Zellteilungsvorgänge, die zur Bildung der Ligula führen. Im Gegensatz zu den Gräsern, deren Ligula nach den Untersuchungen NEUMANNs ein Gebilde rein epidermaler Herkunft ist,

beteiligt sich hier an ihrer Anlage auch das subepidermale Gewebe. Die Epidermis nimmt an dem Vorgang zunächst keinen anderen Anteil als bei der Blattbildung, sie liefert nur die äußere Haut. Auch hier erfolgt der erste Anstoß für die Entwicklung von tiefer innenliegenden Zellen her, die teils durch perikline Teilungen, teils durch entsprechende Streckung die erste Hervorwölbung der Anlage zustande bringen. Erst dann teilen sich die in Abb. 20 a mit einem Kreuzchen bezeichneten subepidermalen Zellen mehrmals perikliu und liefern die in Abb. 20 b erkennbaren Zellreihen. Von diesem Sockel her schiebt sich nun die Ligula heraus (Abb. 20 c). In den

Abb. 20. *Allium porrum.*
Anlage der Ligula. Erklärung im Text. Vergr. 175×.

freien Teil treten meist nur wenige Zellreihen ein, die später nach dem Rande zu auskeilen. Dieser wird schließlich nur von der oberen und unteren Epidermis gebildet (Abb. 20 d). So entsteht der äußerste dünne Saum des Ligulahäutchens, der in der ausgewachsenen Ligula schon mit bloßem Auge als hyaliner Rand erkennbar ist. Die Zellanordnung in Abb. 20 d und die ihr zugrunde liegenden Wachstumsvorgänge erinnern an ähnliche Verhältnisse in dünn auskeilenden Rändern von Blattorganen, wie sie

schon wiederholt beschrieben und abgebildet worden sind, z. B. von FOSTER (1937, S. 314 für Knospenschuppen von *Rhododendron*) und von CROSS (1936, S. 454 für Knospenschuppen u. 1937, S. 154 für Nebenblätter von *Morus alba*).

### *Kap. 7. Aloe ferox.*

Von *Aloe ferox* untersuchte ich nur junge Pflanzen, bei denen die Blattstellung noch ziemlich genau distich ist. Die Blätter besitzen eine geschlossene Scheide, die den Kegel und später die jüngeren Blätter umgreift (Abb. 21). Im Längsschnittbild erscheint der

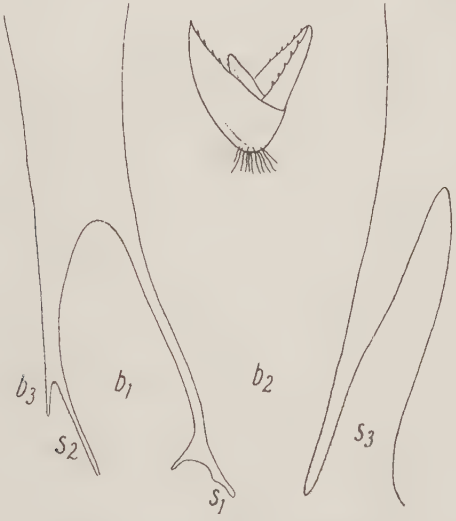


Abb. 21 und 22. *Aloe ferox.*

Oben: Habitusbild eines jungen Pflänzchens, $^2/_3$ der nat. Größe. Unten: Längsschnitt durch den zwischen den dicken Blattanlagen $b_1$ und $b_2$ versteckten Scheitel; $s_1$ bis $s_3$ die zu $b_1$ bis $b_3$ gehörigen Scheiden. Vergr. 40 ×.

Kegelscheitel als kleiner Höcker, versteckt zwischen den massigen Blattanlagen, die ihn weit übergipfeln (Abb. 22 zwischen $b_1$ u. $b_2$). Der junge Blatthöcker hat schon das Vielfache der Höhe des Scheitelteiles erreicht, noch ehe die ersten Anzeichen für die Bildung eines neuen Primordiums sichtbar werden. Die Vorwölbung des Blatthöckers greift von der Mediane aus sogleich nach beiden Seiten um den ganzen Scheitel herum, so daß ein völlig geschlossener Ringwall entsteht. Der Zusammenschluß erfolgt hier schon sehr früh, noch vor der Anlage des nächsten Blatthöckers,

wie wir Ähnliches bei *Tradescantia* gesehen haben. So ist in Abb. 22 die Scheide bei $s_1$ bereits als kleiner Wulst deutlich sichtbar.

Wir wollen jetzt die Formveränderungen des Scheitelteiles während eines Plastochrons verfolgen. (Vgl. Abb. 23.) Sie sind

Abb. 23. *Aloe ferox.*

Verschiedene Stadien eines Plastochrons, die pseudoterminale Anlegung der Blattprimordien zeigend; $b_0$ $b_1$ jüngste Blattanlagen, $s_0$ $s_1$ die zugehörigen Scheiden. *K* Kegelscheitel. Vergr. 175 ×.

hier besonders bemerkenswert durch den Umstand, daß das junge Blatt sich weit oben am Kegelscheitel entwickelt. Es steht dadurch in manchen Entwicklungsstadien fast terminal, und der Scheitelteil verliert bei seiner Ausgliederung etwa die Hälfte seiner Masse. Er besteht dann nur noch aus einer kleinen Anzahl von Zellen und stellt eine abschüssige Flanke an dem sich stark vergrößernden

jungen Blatt dar (Abb. 23 d—f). Eine Weile verharrt er in diesem Zustand, die Zahl der Kernteilungen im restlichen Vegetationspunkt ist jedenfalls wesentlich geringer als im jungen Blatt. Dann aber ergänzt sich der Vegetationspunkt rasch bis er seine ursprüngliche Form wieder erlangt (Abb. 23 g, die dem Ausgangsstadium spiegelbildlich gleicht).

Wenn ein Kegel durch die Abgliederung eines Seitenorganes wie in dem vorliegenden Fall sehr viel an Masse verliert, so erhebt sich die Frage, durch welche Wachstumsvorgänge er nun den Verlust wieder ausgleichen und seine anfängliche Gestalt wieder herstellen kann. Es sind hierfür von vornherein zwei Wege denkbar: entweder bleibt der organische Scheitel des Kegels auch nach Ausgliederung des Blattes das „Initialfeld", oder aber dieses verschiebt sich seitlich, so daß nun einige der an den Flanken gelegenen Meristemzellen die Führung übernehmen und zu neuen Initialen werden. Im ersten Fall müßten dann rasch aufeinanderfolgende antikline Teilungen der Initialen nach der Seite des Blatthöckers hin den verloren gegangenen Teil des Kegels ergänzen, im anderen Fall würden die nun etwas seitlich liegenden neuen Initialen sich gleichmäßig nach beiden Seiten antiklin teilen. Die zunächst noch schiefe Lage dieses Restkegels könnte dann vielleicht durch Umlagerungen in den inneren Zellgruppen des Kegels allmählich wieder ausgeglichen werden.

In unserem Fall folgt der Kegel dem zuerst geschilderten Modus, der auch von vornherein der wahrscheinlichere ist. Durch zahlreiche Teilungen an der dem Blatt zugekehrten Seite des Kegelgipfels gewinnt dieser seine alte Form zurück. Dies läßt sich an den vielen sehr schmalen Zellen mit noch jungen und dünnen Wänden erkennen, die alsbald auftreten, wenn das Blatt den Restkegel in seinem Wachstum etwas überflügelt hat (diesem Stadium etwa entsprechen Abb. 23 d, e u. 24 d). Die Grenze zwischen den Geweben des jungen Blattes und des Kegelscheitels, die dem äußeren Umriß nach nicht immer leicht festzulegen ist, läßt sich an dem Zug dieser neugebildeten Zellen, die durch ihre schmale und gestreckte Form auffallen (Abb. 24 d links), gut erkennen. Nun beginnen auch an der dem Blatt abgewandten Seite des Kegels ganz unten die ersten periklinen Teilungen, die im weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung die Blattscheide vorwölben.

Die nachstehende Tabelle enthält die Zahlenwerte in $\mu$ für die in Abb. 23 a—g dargestellten Stadien des Plastochrons.

| Abb. | Kegelhöhe | | Kegelbreite |
|---|---|---|---|
| 23 | $h_1$ | $h_2$ | $b_1$ |
| a | 110 | — | 62 |
| b | 120 | 34 | 109 |
| c | 130 | 50 | 112 |
| d | — | 58 | 140 |
| e | — | 88 | 210 |
| f | — | 98 | — |
| g | — | 108 | cr. 60 |

## Bau des Kegels.

Das Zellnetz im Kegelscheitel zeigt einen verhältnismäßig klaren Aufbau. Zwei Tunikaschichten überlagern ein Korpus, das bisweilen, namentlich in der Phase der Verbreiterung des Kegels, ein bis zwei periphere Lagen erkennen läßt, die aber stets nur eine

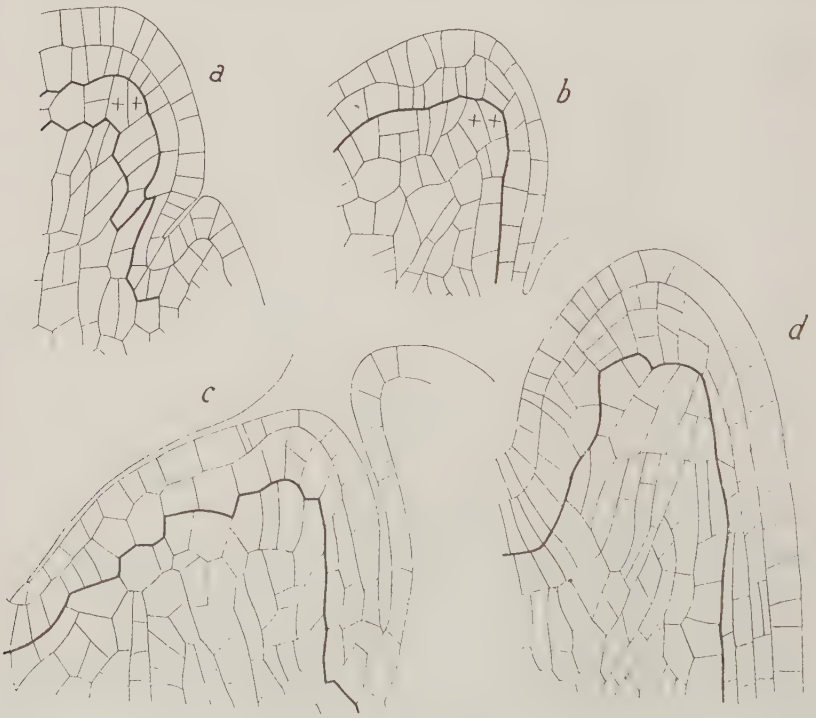


Abb. 24. *Aloe ferox.*

Einige Stadien der Blatthöckerbildung. Die Grenze zwischen Tunika- und Korpus-Derivaten ist dicker gehalten, in *a* außerdem die innere Kontur der Korpus-Außenlage. Weitere Erklärung im Text. Vergr. 300 ×.

vorübergehende Erscheinung sind. Bald treten in der obersten Korpuslage wieder perikline Wände auf. Im unteren Teile des Korpus sind gelegentlich auf kurze Strecken hin einige vertikale Zellreihen zu verfolgen (vgl. Abb. 24 c), die aber immer bald in ein Netzwerk übergehen.

### Blattentwicklung.

Wenn der Kegelscheitel eine bestimmte Größe erreicht hat, spaltet ziemlich weit oben am Gipfel eine Zelle der dritten Lage, die also dem Korpus angehört, periklin oder schräg auf (in Abb. 24 a mit Kreuzchen bezeichnet). Die Abbildung zeigt, daß auch die linke Nachbarin dieser Zelle bereits aufgeteilt ist. Es folgt in etwas älteren Stadien eine Aufteilung einer darüber liegenden Zelle der zweiten Lage, also der zweiten Tunikaschicht (Abb. 24 b). Von Anfang an geht im Blattprimordium die Richtung des stärksten Wachstum ziemlich steil nach oben; die Blattanlage stößt dadurch fast senkrecht in der Richtung der Längsachse vor. Im nächsten Stadium (Abb. 24 c rechts) sehen wir, daß sich in der zweiten Tunikaschicht nicht viel geändert hat, nur hat sie sich an der Außenflanke des Blattprimordiums längs durchgespalten. Die darüber liegenden noch ungeteilten zwei Zellen werden bald folgen. Die Teilungstätigkeit in der zweiten Tunikaschicht ist auch weiterhin ziemlich gering, dafür beteiligt sich das Korpus in größerem Ausmaße an der Blattbildung. Die Analyse der Einzelvorgänge wird nun immer schwieriger, da die genetischen Zusammenhänge in den nächsten Stadien nicht immer so klar sind wie im Anfang. Vor allem läßt sich kaum feststellen, ob außer der dritten Lage das darunterliegende Gewebe auch an der Blattbildung beteiligt ist. Doch ist diese Frage von untergeordneter Bedeutung, da ja beide Elemente dem Korpus angehören, also gemeinsamen Ursprunges sind.

In der Abb. 24d haben sich an der Spitze des Blatthöckers die Abkömmlinge der zweiten Tunikaschicht periklin und auch antiklin weiter geteilt. Auch am Grunde rechts außen sind weitere perikline Wände eingezogen worden. Der ganze Innenteil des Höckers leitet sich aber vom Korpus her, wie die scharfe Abgrenzung durch stärkere Wände noch deutlich erkennen läßt. Von jetzt an werden aber die Grenzen zwischen Tunika- und Korpus-Derivaten allmählich undeutlich und es resultiert schließlich ein homogenes großzelliges Innengewebe. Nur an dem unteren Teil seiner Rückenseite zeigt das junge Blatt dann bald langgestreckte Zellen, die die

Bildung eines Leitbündels einleiten. Es ergibt sich somit, daß das Blattprimordium in der Hauptsache vom Korpus gebildet wird, während die Tunika nur die oberste Kappe und die peripheren Zell-Lagen liefert, die vor den Korpuszellen hergeschoben werden. Die weitere Ausgestaltung des Blattes, das in erwachsenem Zustande wie alle *Aloe*-Arten ein sehr massiges zentrales Wassergewebe und nur einen verhältnismäßig dünnen Mantel von Assimilationsparenchym besitzt, habe ich nicht im einzelnen verfolgt.

*Aloe ferox* ist ein schönes Beispiel für die Anlage scheinbar terminaler Blätter. Unter dem Präpariermikroskop möchte man jedenfalls die jüngsten Anlagen für terminal ansprechen. In Wirklichkeit sind sie es, wie wir gezeigt haben, nicht. Denn das ursprüngliche Initialfeld des Scheitels bleibt unverändert erhalten und wird nur vom Blattprimordium, das dicht daneben hervorstößt und sich bald massig entwickelt, seitlich abgedrängt. Nach KUEHLs Abbildungen (1933), die auch in TROLLs Morphologie (I, S. 252) wiedergegeben sind, scheinen ähnliche Verhältnisse bei *Nepenthes* vorzuliegen. Wie mir Herr Professor BUDER mitteilt, sind bei Monokotylen solche pseudoterminalen Blattanlagen keineswegs sehr selten. Er vermutet, „daß viele Fälle, die bis jetzt noch von den Morphologen als echte terminale Blätter angesehen werden, sich bei näherer Untersuchung ebenfalls als pseudoterminale Bildungen erweisen werden. Von echten terminalen Blattanlagen sollte man nur dann sprechen, wenn der sichere Beweis dafür erbracht ist, daß das ursprüngliche Initialfeld des Scheitels selbst zum Primordialfeld (= Initialfeld des Blattes) wird, also bisherige Initialzellen des Sprosses unmittelbar zu Initialzellen der Blattprimordiums werden".

## Die Blattscheide.

Die Scheidenentwicklung beginnt unten an der Scheitelflanke ebenfalls mit einer Aufspaltung in der dritten Lage, der kurz darauf auch Teilungen in der zweiten Lage folgen (Abb. 25a). Die Zellen werden hier bald größer und plasmaärmer. Man kann schon nach kurzer Zeit die histogenetischen Zusammenhänge in der jungen Scheide nicht mehr erkennen. Doch scheint, wie bei der Blattentwicklung, auch hier das Korpus — die ursprünglich dritte Lage — am Aufbau mitbeteiligt zu sein, wenn auch nicht im gleichen Umfange wie beim Primordialhöcker. Ein eigentümliches Verhalten zeigen die Epidermiszellen an dem Rande der Scheide. Sie erleiden nämlich perikline Aufteilungen (Abb. 25 b), wodurch

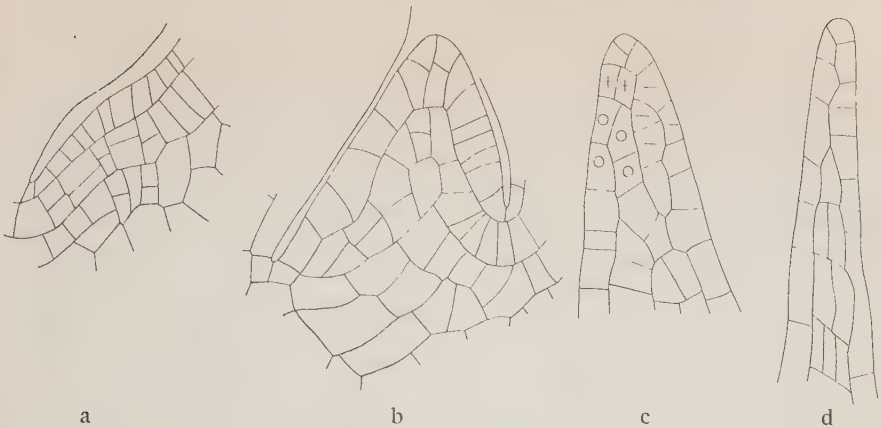


Abb. 25. *Aloe ferox.*

Anlage der Blattscheide; in b perikline Teilungen in der Epidermis, in c Aufbau des Randes aus Epidermis-Derivaten; d äußerster zweischichtiger Saum. Vergr. 300 ×.

die Epidermis hier mehrschichtig wird. Die aufgespaltenen Epidermiszellen teilen sich weiter. Man kann die aus einer gemeinsamen Mutterzelle hervorgegangenen Zellkomplexe oft noch gut erkennen: Vgl. Abb. 25 c, wo die genetische Zusammengehörigkeit von Zellen dreier solcher Zellgruppen durch die eingetragenen Zeichen verdeutlicht wird. Die Randzellen der Scheide teilen hier ähnlich wie eine Scheitelzelle abwechselnd nach beiden Seiten immer neue Zellen ab, die dann zu Mutterzellen solcher Zellkomplexe werden. Schließlich werden aber keine Teilungsprodukte mehr nach innen abgegeben, so daß die Scheide in einen dünnen, nur aus zwei Epidermislagen bestehenden Saum ausläuft (Abb. 25 d).

Der periphere Saum entspricht in seinem Aussehen dem Saum der Ligula, den wir bei *Allium porrum* angetroffen haben. Eine Besonderheit besteht aber bei *Aloe* insofern, als hier nicht nur — wie gewöhnlich — die Epidermis, sondern auch das I n n e n gewebe des Randes aus der ersten Tunikaschicht hervorgeht. Freilich steht dieser Befund keineswegs isoliert da. Denn, wie BUDER längst erkannt hat, ist „die Hansteinsche Lehre, daß das Dermatogen einzig und allein die Epidermis liefere, kein Gesetz, wie man meist geglaubt hat, sondern nur eine Regel, von der es mannigfache Ausnahmen gibt". Dies war ja einer der Gründe, nicht nur das Periblem und das Plerom, sondern auch das Dermatogen im ursprünglichen Sinne HANSTEINs (1868) fallen zu lassen und durch „erste Tunikaschicht" zu ersetzen. Die eindrucksvollste, auch am längsten

bekannte, freilich meist unbeachtet gebliebene Ausnahme bilden die Gramineen (DOULIOT 1891, ROESLER 1923/28, BUGNON 1924, KLIEM 1937), bei denen das Blattprimordium ganz oder zum großen Teil aus der ersten Tunikaschicht aufgebaut wird. Auch in anderen monokotylen Familien werden bei der Blattanlage Epidermiszellen periklin geteilt, so bei der Amaryllidacee *Alstroemeria* (PRIESTLEY, SCOTT und GILLETT 1935) und *Carex* (GUICHARD 1929, zitiert nach Priestley, Scott und Gillett S. 166 — das Original war mir bisher leider nicht zugänglich —); d. h. also, daß auch hier nicht n u r die Epidermis, sondern auch ein Teil des Innengewebes zum mindesten der Blattspitze, von der ersten Tunikaschicht geliefert wird. Auch in späteren Stadien der Blattentwicklung kommen in manchen Fällen perikline Teilungen der Epidermis und Abgabe der inneren Derivate an das Mesophyll vor. BUDER hat dies z. B. bei *Agave, Sanseviera* und *Chlorophytum* gesehen, und RENNER (1936 a u. b, dort auch weitere Literatur) hat für eine ganze Reihe von randpanaschierten Pflanzen das gleiche Verhalten ausführlich beschrieben und diskutiert. Aufspaltungen der Epidermis am Blattrande werden von ihm nicht nur für Monokotylen *(Chlorophytum comosum albocinctum)*, sondern auch für die Dikotylen *Sambucus nigra albocincta, Veronica gentianoides albocincta* und verschiedene Rassen von *Pelargonium zonale* beschrieben. Eine weitere schöne Parallele zu unserem *Aloe*-Fall bilden die Knospenschuppen mehrerer *Rhododendron*-Arten, die FOSTER (1937) eingehend untersucht hat. Als gelegentliche Ausnahmen kommen perikline Teilungen von jungen Epidermiszellen auch sonst vor. Am bekanntesten sind die partiellen und totalen Rückschläge der haplochlamyden Periklinalchimären vom Typus des *Laburnum Adami* zu ihrer Mantelkomponente, die stets auf solche Vorgänge zurückgeführt werden müssen (BUDER 1911 S. 279).

### *Kap. 8. Vanilla planifolia.*

Die Form des Vegetationsscheitels von *Vanilla* gleicht in ihrem Umriß ungefähr der der *Tradescantien,* doch ist der Abfall an den Flanken des Scheitels oft nicht so gleichmäßig, vielmehr erst ziemlich flach, dann aber um so steiler. Hier tritt nach einer kurzen Periode des Breitenwachstums alsbald eine starke Streckung der Internodien ein, wodurch uns die Sproßspitze im Vergleich zu den bisher besprochenen Objekten im Längsschnitt ungemein schlank erscheint (Abb. 26). Der Grundriß des Kegels ist kreisförmig. Eine

geschlossene Scheide ist nicht vorhanden; die Ränder der Primordien greifen aber ziemlich weit um den Scheitel herum. Unweit unterhalb des Scheitelteils sieht man gelegentlich schon die Anlagen von Luftwurzeln, die bei *Vanilla* regelmäßig an den Knoten hervorbrechen.

Die nachstehende Tabelle gibt die Zahlenwerte in $\mu$ für einige Stadien des Plastochrons wieder.

| Kegelhöhe | | Kegelbreite |
|---|---|---|
| $h_1$ | $h_2$ | $b_1$ |
| 56 | 22 | 98 |
| 61 | 25 | 106 |
| 81 | 26 | 117 |
| 133 | 28 | 130 |
| 140 | 56 | 150 |

### Bau des Kegels.

Der Vegetationsscheitel weist eine deutlich dreischichtige Tunika auf (Abb. 27). Ich habe jedenfalls in etwa 40 Präparaten

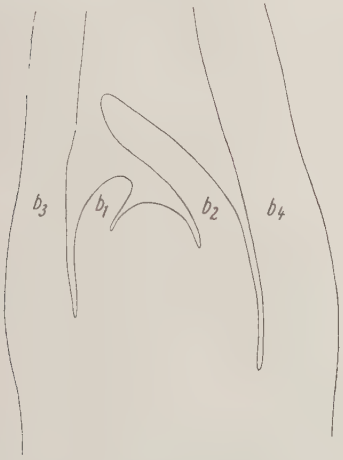


Abb. 26.
*Vanilla planifolia.*
Längsschnitt durch die Sproßspitze; $b_1$ bis $b_4$ Blattanlagen. Vergr. 50 ×.

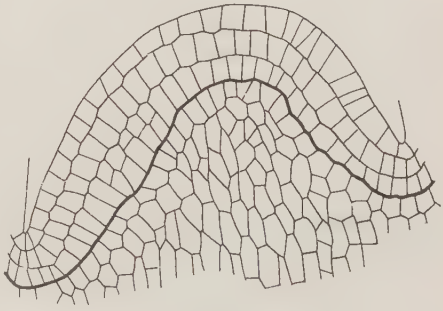

Abb. 27.
*Vanilla planifolia.*
Längsschnitt durch den Scheitelteil. Die stärkere Linie ist die Grenze zwischen Tunika und Korpus. Vergr. 230 ×.

niemals perikline Aufspaltungen in der dritten Schicht am Gipfel des Kegels gefunden. Da diese Schnittserien alle Phasen des Plastochrons umfassen, kann man wohl das Vorhandensein einer dreischichtigen Tunika als erwiesen ansehen.

Das verhältnismäßig voluminöse Korpus läßt im Scheitelteil noch keine auffallende Gliederung erkennen. Meist stellt es ein unregelmäßiges Netzwerk dar. Die Zellen am Gipfel sind durchschnittlich etwa 14 $\mu$ hoch und breit. Erst unterhalb des eigentlichen Urmeristems, wo sie sich zu strecken beginnen, tritt die Herausbildung senkrechter Reihen deutlicher hervor (Abb. 27 unten).

## Blattentwicklung.

Das Blatt von *Vanilla* wird aus den drei Tunikaschichten gebildet. Die ersten periklinen Aufspaltungen treten in der dritten Schicht in der Mitte der Scheitelflanke auf. Der Vorgang beginnt in einigen Zellen (meist drei wie in Abb. 28 a) fast gleichzeitig. Bald folgen die Nachbarzellen. In Abb. 27 links oben sind schon fünf Zellen periklin geteilt. In Abb. 28 b hat die Aufspaltung der

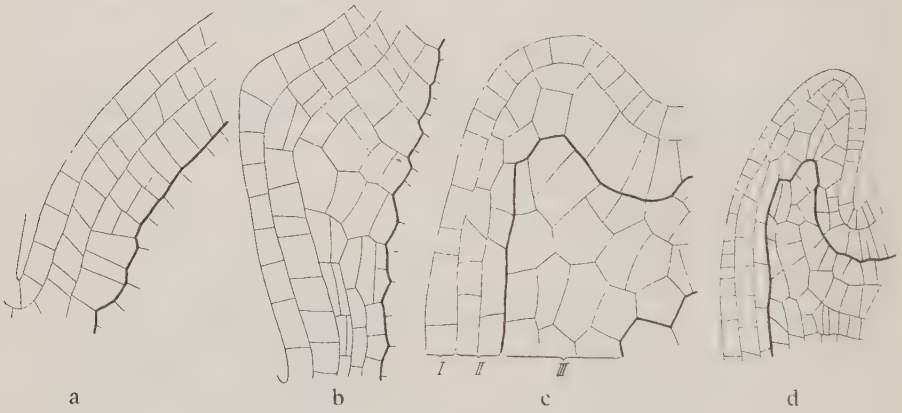


Abb. 28. *Vanilla planifolia.*

Blattanlagen in verschiedenen Stadien; in *a* und *b* ist die Grenze zwischen Tunika und Korpus, in *c* und *d* die Grenze zwischen $T_2$ und $T_3$ durch stärkere Linien hervorgehoben; *a*—*c* Vergr. 430 ×, *d* Vergr. 240 ×.

dritten Schicht auch auf die weiter basal- und spitzenwärts gelegenen Zellen übergegriffen, so daß sie fortan von der Ansatzstelle des älteren Blattes links unten bis nahe an das Initialfeld aufgeteilt ist. Durch die regere Teilungstätigkeit der zuerst aufgespaltenen Zellen wird die Anlage nach außen vorgewölbt. Auch in der zweiten Schicht treten nun zwei übereinander liegende perikline Teilungen auf, doch folgen hier dann längere Zeit hindurch keine weiteren Aufspaltungen. Erst in dem in Abb. 28 c wiedergegebenen Stadium beginnt eine regere Teilungstätigkeit auch in der zweiten Schicht: sie spaltet sich ihrer Länge nach an

der Außenflanke einmal durch. Die Zellen an der Spitze des Blatthöckers, die zur ursprünglich zweiten Schicht gehören, teilen sich weiter periklin. Die Abgrenzung der Abkömmlinge der dritten Schicht gegen das Korpus hin wird nun immer schwieriger.

Abb. 28 d zeigt, daß die zweite Schicht durch zahlreiche neue Teilungen die Blattspitze weiter ausgebildet hat. Von nun an wird die weitere Entwicklung zum größten Teil von den Derivaten der zweiten Tunikaschicht getragen. Wie weit der von der dritten Schicht gebildete Zapfen in den sich vergrößernden Blatthöcker weiter mit vorstößt, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Zum mindesten wird er das Material für das mediane Leitbündel im basalen Teil der Blattanlage liefern. Das Korpus, das ja erst unter der dritten Schicht beginnt, greift hier überhaupt nicht in die Blattentwicklung ein.

### Achselsproß.

Bei *Vanilla* lassen sich die Anlagen der Achselknospen meist noch bis in die Achseln der jüngsten Blätter zurückverfolgen. Es finden sich hier einige Zellen des Korpus, die durch fortgesetzte perikline Teilungen eine Gruppe von sechs bis acht waagerecht

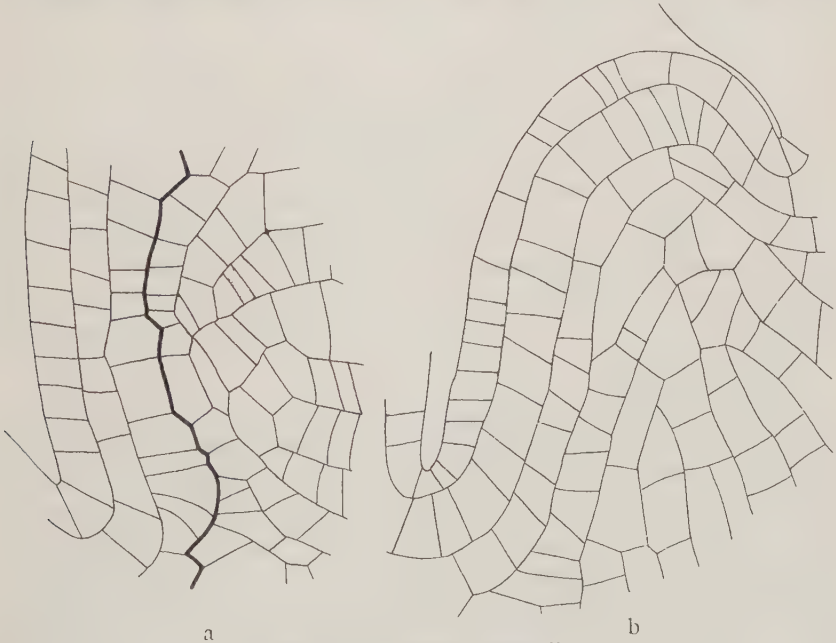


Abb. 29. *Vanilla planifolia.*
Anlage des Achselsprosses; Erklärung im Text. Vergr. 720×.

nach außen drängenden Zellreihen entstehen lassen (Abb 29 a), die dann bei der ersten Hervorwölbung der jungen Anlage die drei Tunikaschichten ganz unaufgespalten vor sich herschieben. Derartige Zellbilder konnte ich in den meisten meiner Präparate finden. Man könnte daraus schließen, daß sich alle drei Tunikaschichten des Achselsprosses von den entsprechenden des Hauptsprosses ableiten. Dann würden also die Korpusinitialen des Achselsprosses auf Korpuselemente des Hauptsprosses zurückgehen. Leider fehlten mir, da mir von *Vanilla* verhältnismäßig wenig Material zur Verfügung stand, die zur Bestätigung dieser Vermutung unbedingt nötigen Zwischenstadien (zwischen Abb. 29 a und b). Ich möchte deshalb die Frage nach der Herkunft der Bildungselemente des Achselsprosses nicht endgültig entscheiden und späteren Untersuchungen die Aufklärung überlassen, ob nicht etwa das Korpus des Achselsprosses durch Aufteilungen der dritten Tunikaschicht gebildet wird. Die in Abb. 29 b, welche einen nun schon stark hervorgewölbten Achselsproß zeigt, sichtbare perikline Durchteilung einer Zelle der dritten Tunikaschicht dürfte wohl schon mit der Anlage des ersten Blattes des Achselsprosses in Zusammenhang stehen, das — wie bei den Monokotylen üblich — auf der der Hauptachse zugewandten Flanke des sekundären Vegetationspunktes entsteht.

### *Kap. 9. Zusammenfassung und Rückblick.*

1. Für die Liliifloren *Iris germanica, Allium porrum, Aloe ferox* (junge Pflänzchen), die Commelinaceen *Tradescantia albiflora* und *virginica,* sowie die Orchidee *Vanilla planifolia* wurde der Aufbau des Sproßscheitels aus Tunika und Korpus, sowie die Histogenese der Blattprimordien (bei *Allium* auch der Ligula), ferner die Anlage der Achselknospen (bei *Tr. virginica* und *Vanilla)* untersucht.

2. Die genannten Pflanzen weisen Unterschiede in der Zahl der Tunikaschichten auf: *Allium porrum* besitzt nur eine, *Tradescantia, Iris* und *Aloe* zwei, *Vanilla* drei. Bei allen untersuchten Arten bildet das Korpus vorübergehend — bei den einen seltener, bei den anderen häufiger — eine, gelegentlich auch zwei (z. B. bei *Tr. virginica* u. *Aloe)* periphere, mehr oder weniger geschlossene, glatte Zell-Lagen aus, die man nicht mit Tunika-Schichten verwechseln darf, wie dies bisweilen noch immer geschieht (Vgl. Kap. 5).

3. Bei der Bildung der Blatthöcker liefert die Außenlage des Kegels (1. Tunikaschicht) wie gewöhnlich nur die Epidermis. (Über Abweichungen von dieser Regel bei *Aloe* vgl. Ziffer 4!) Die tieferen Zell-Lagen, teils zur Tunika, teils zum Korpus gehörig, verhalten sich dagegen bei den einzelnen Arten recht verschieden.

Bei den *Tradescantien* beteiligt sich nur noch die zweite Zell-Lage (hier also die 2. Tunika-Schicht) am Aufbau des Primordiums. Abkömmlinge der dritten Lage (die hier schon zum Korpus gehört — vgl. unter 2!) treten niemals in den Blatthöcker ein. GRAVIS, der das behauptete, und Fr. LANGE, der es bestätigen zu können glaubte, sind einer falschen Beurteilung des Zellnetzes zum Opfer gefallen, das in älteren Höckern eine solche Deutung freilich manchmal verführerisch nahe legt, wenn man sich nicht an eine strenge Methodik hält.

Bei *Iris* hingegen sind außer der zweiten (zur Tunika gehörigen) auch die dritte (hier zum Korpus gehörige) und vierte Zell-Lage in erheblichem Umfange an der Bildung des Höckers beteiligt. Auch in älteren Blattanlagen läßt sich oft noch deutlich erkennen, daß die Abkömmlinge der zweiten Lage nur einen schmalen äußeren Saum bilden.

Bei *Allium* ist ebenfalls außer der zweiten (hier schon zum Korpus gehörigen) Lage auch die dritte an der Ausbildung des Höckers mit beteiligt. Wie weit in älteren Blattanlagen die Derivate der dritten Lage vorstoßen, konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden, ist für diesen Fall auch von geringerem Belange, da ja hier die zweite und dritte Lage zum Korpus gehören, also auf die gleichen Initialen zurückgehen.

Auch bei *Aloe* liefert die dritte (hier zum Korpus gehörige) Lage den ganzen Kern des jungen Höckers und wahrscheinlich auch der erwachsenen Blätter.

Bei *Vanilla* zeigt die dritte Lage (hier 3. Tunikaschicht) ebenfalls eine starke Beteiligung an der Ausbildung des Primordialhöckers, doch scheint sie hauptsächlich auf den Blattsockel und die Prokambiumstränge in ihren unteren Abschnitten beschränkt zu bleiben, während die zweite Schicht die Hauptmenge des Mesophylls liefern dürfte.

4. Die Blätter der *Tradescantien,* von *Allium* und *Aloe* besitzen geschlossene Scheiden. Vom ersten Blatthöcker am Vegetationspunkt aus greift schon früh ein Wulst nach beiden Seiten um die junge Achse herum, bis sich seine Enden treffen und sich

zu einem geschlossenen Ringwulst vereinigen. Das geschieht bei den einzelnen Arten verschieden schnell: bei *Aloe* ist der Ringwulst schon geschlossen noch ehe sich die ersten, die Bildung des nächsten Blatthöckers einleitenden Teilungen abspielen, bei *Tradescantia* ist es ähnlich, während bei *Allium* der Zusammenschluß erst etwas später erfolgt, wenn der nächste Blatthöcker schon eine beträchtliche Größe erreicht hat.

In den medianen Längsschnitten wird von dem Scheidenteil natürlich nur das Mittelstück (die Stelle der „kongenitalen Verwachsung") getroffen. An ihm erkennt man, daß sich die Vorwölbung des Scheidenteiles meist in ziemlich ähnlicher Weise abspielt, wie am eigentlichen Blatthöcker. Anders ist es bei *Aloe*. Hier werden in der Scheidenanlage auch die Epidermiszellen bald periklin aufgespalten und geben ihre inneren Derivate, die sich noch weiter teilen, an das Mesophyll ab. Der ganze Rand der Scheide ist also epidermalen Ursprungs, ein Befund, dem es nicht an mannigfachen Parallelen fehlt. (Vgl. S. 433/4.) Später scheiden die Randzellen abwechselnd nach beiden Seiten hin, ähnlich einer Scheitelzelle, weitere Zellen ab, die anfänglich noch periklin geteilt werden, zuletzt aber nicht mehr. Der äußerste hyaline Saum der Scheide wird dann nur aus zwei Epidermislagen gebildet.

5. Die Ligula von *Allium porrum* ist nicht rein epidermaler Herkunft, wie das bei der von NEUMANN studierten Gramineen-Ligula der Fall ist, sondern wie bei der Ausgliederung eines Blatthöckers von *Allium* geht der Anstoß von tiefer gelegenen Zellen aus, während die Epidermis der Vorwölbung nur durch antikline Teilungen folgt. Doch keilt das innere Gewebe nach dem Rand zu allmählich aus, so daß der äußerste, dünne Saum nur von der oberen und unteren Epidermis gebildet wird.

6. Unter den von mir untersuchten Objekten nimmt *Aloe* hinsichtlich der Blattbildung eine Sonderstellung ein, durch die scheinbar terminale Anlage der Blatthöcker am Vegetationspunkt. In Wirklichkeit bleibt aber dessen Initialfeld erhalten, die Blatthöcker entstehen jedoch in seiner unmittelbaren Nähe, so daß der (organische) Scheitelpunkt von dem rasch heranwachsenden Primordialhöcker seitlich abgedrängt wird und neben diesem der Rest des ursprünglichen Scheitelteiles vorübergehend nur als abschüssige Flanke erscheint. Durch ausgleichende Wachstumsvorgänge, die sich in lebhaften antiklinen Teilungen der peripheren Zell-Lagen des Scheitelteiles äußern, wird der Kegel,

der durch die Abgliederung des Blatthöckers etwa die Hälfte seiner Masse verloren hatte, wiederhergestellt.

7. Die Bildung der Achselknospen wurde nur bei *Tradescantia virginica* und *Vanilla* untersucht. Bei diesen Pflanzen scheinen Tunikaschichten und Korpus des Achselsprosses sich von den gleichnamigen Bildungselementen des Hauptsprosses abzuleiten. Das bedeutet also, daß die für die Vorwölbung des Achselsprosses entscheidenden periklinen Teilungen sich bei *Tradescantia* in der dritten, bei *Vanilla* erst in der vierten Zell-Lage von außen abspielen, während bei *Tradescantia* die beiden, bei *Vanilla* die drei Tunikaschichten der Vorwölbung nur durch Einziehung antikliner Wände folgen. Für *Vanilla* kann ich dies freilich nur v e r m u t e n. Zu einer sicheren Entscheidung war mein Material nicht ausreichend.

## Literatur.

**BUDER, J.**, 1911, Studien an Laburnum Adami II. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungsl. **5**, 209. — **BUDER, J.**, 1928, Der Bau des phanerogamen Sproßvegetationspunktes u. seine Bedeutung für die Chimärentheorie. Ber. d. Dt. Bot. Ges. **46**, (20). — **BUGNON, P.**, 1924, Contribution à la connaissance de l'appareil conducteur chez les Graminées. Mém. soc. Linn. Normandi **26**, 23. — **BUXBAUM, F.**, 1934, Iridaceae in Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Abtlg. 3. — **CROSS, G. L.**, 1936, The structure of the growing point and the development of the bud scales of Morus alba. Bull. Torrey Bot. Club. **63**, 451. — **CROSS, G. L.**, 1937, The origin and development of the foliage leaves and stipules of Morus alba. Bull. Torrey Bot. Club **64**, 145. — **DOULIOT, M. H.**, 1891, Recherches sur la croissance terminale de la tige et de la feuille chez les Graminées. Ann. sci. nat. Sér. VII (Bot.), **13**, 93. — **FOSTER, A. S.**, 1936, Leaf differentiation in Angiosperms. Bot. Review **2**, 349. — **FOSTER, A. S.**, 1937, Structure and behavior of the marginal meristem in the bud scales of Rhododendron. Am. Journ. Bot. **24**, 304. — **GRAEBNER, P.** u. **O. KIRCHNER**, 1934, Allium in Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Abtlg. 3. — **GRAVIS, A.**, 1898, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica L. Bruxelles. (Mémoires couronnés publ. par l'Acad. roy. d. sciences etc. de Belgique t. 57.) — **GUICHARD, A.**, 1929, Recherches d'ontogénie morphologique et anatomique sur la feuille végétative des Cypéracées. Carex glauca L. Revue Bretonne de Bot. — **HÄRRTEL, K.**, 1938, Studien an Vegetationspunkten einheimischer Lykopodien. Beitr. z. Biol. d. Pfl. **25**, 105. — **HANSTEIN, J. v.**, 1868, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festschr. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 109. — **HELM, J.**, 1937, Das Erstarkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstums der Monokotylen überhaupt. Planta **26**, 319. — **KLIEM, FR.**, 1937, Vegetationspunkt und Blattanlage bei Avena sativa. Beitr. z. Biol. d. Pfl **24**, 281. — **KOCH, L.**, Mikrotechnische Mitteilungen III. Die Tanninfärbung und ihre Anwendung in der Pflanzenanatomie. Jahrb. f. wiss. Bot. **29**, 66. — **KORODY, E.**, 1937, Studien am Sproßvegetationspunkt von Abies concolor, Picea excelsa und Pinus montana. Beitr. z. Biol. d. Pfl. **25**, 23. — **KÜHL, R.**, 1933, Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an der Insectivore Nepenthes. Beih. Bot. Zentralbl. **51**, 1. Abt., 311. — **LANGE, F.**, 1927, Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einiger Solanum-Chimären und ihrer Elternarten. Planta **3**, 181. — **MANGIN, L.**, 1882, Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les monocotylédones. Ann. sci. nat. Sér. VI (Bot.), **14**, 216. —

**NEUMANN, H.**, 1937, Zur Kenntnis der Anatomie und ersten Anlage der Gramineenligula. Beitr. z. Biol. d. Pfl. **25**, 1. — **PRIESTLEY, J. H., SCOTT, L. J.** and **GILLETT, E. C.**, 1935, The development of the shoot in Alstroemeria and the unit of shoot growth in Monokotyledons. Ann, of Bot. **49**, 161. — **RENNER, O.**, 1936 a, Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora **130**, 218. — **RENNER, O.**, 1936 b, Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von Sambucus, Veronica, Pelargonium, Spiraea, Chlorophytum. Flora **130**, 454. — **RÖSLER, P.**, 1923/28, Histologische Studien am Vegetationspunkt von Triticum vulgare. Diss. Leipzig 1923 u. Planta **5**, 28. — **SCHMIDT, A.**, 1921/24, Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Diss. Leipzig 1921 u. Bot. Archiv **8**, 345. — **SCHÜEPP, O.**, 1917, Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. Jahrb. f. wiss. Bot. **57**, 17. — **SCHÜEPP, O.**, 1926, Meristeme. In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. **4**. — **TROLL, W.**, 1937, Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin Bd. I. — **ZIMMERMANN, W. A.**, 1928. Histologische Studien am Vegetationspunkt von Hypericum uralum. Jahrb. f. wiss. Bot. **68**, 289.

# Lebenslauf.

Als Sohn des Tapezierers Paul Rüdiger und seiner Ehefrau Emilie, geb. Dittmann, wurde ich, Ernst Karl Walther Rüdiger, am 9. Januar 1914 in Glogau geboren. Mein Vater fiel im Weltkrieg als Sanitäts-Unteroffizier. Von Ostern 1920 bis 1923 besuchte ich die Volksschule und darauf die Städtische Oberrealschule zu Glogau, wo ich im März 1932 die Reifeprüfung ablegte. Ich wandte mich dem Studium der Botanik, Zoologie, Chemie und Physik zu und besuchte die Universitäten Jena, Rostock und Breslau.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren Brauner, Brintzinger, Bünning, Günther, Herzog, Plate, Renner, Schneider, Sieverts und W. Wien in Jena; Bauch, C. W. Correns, P. Schulze, Ulrich und Walden in Rostock; Buchner, Buder, Giersberg, Goetsch, J. Meyer, Pax, Schaede, Schaefer, Spangenberg, Stammer, Suhrmann, Hubert Winkler und Wunder in Breslau. Ihnen allen, insbesondere aber Herrn Professor Dr. Buder, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab und ihre Durchführung und Drucklegung überwachte, bin ich zu Dank verpflichtet.